



# Émotions et décisions sociales chez le macaque

Sébastien Ballesta

## ► To cite this version:

Sébastien Ballesta. Émotions et décisions sociales chez le macaque. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Claude Bernard - Lyon I, 2014. Français. NNT : 2014LYO10321 . tel-01214510

**HAL Id: tel-01214510**

**<https://theses.hal.science/tel-01214510>**

Submitted on 12 Oct 2015

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ LYON I – CLAUDE BERNARD

ÉCOLE DOCTORALE NEUROSCIENCES ET COGNITION

*Doctorat de neurosciences sociales*

Soutenue le 15 Décembre 2014 par

Sébastien BALLESTA

# *Émotions et décisions sociales chez le macaque*

Thèse dirigée par : *Dr. Jean-René DUHAMEL*

*Jury :*

*Pr. Rémi GERVAIS, Président*

*Dr. Bernard THIERRY, Rapporteur*

*Dr. Joël FAGOT, Rapporteur*

*Dr. Julie LE MERRER, Examineur*

*Dr. Jean-René DUHAMEL, Directeur de thèse*



## **UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON 1**

### **Président de l'Université**

**M. François-Noël GILLY**

*Vice-président du Conseil d'Administration*

*M. le Professeur Hamda BEN HADID*

*Vice-président du Conseil des Études et de la Vie Universitaire*

*M. le Professeur Philippe LALLE*

*Vice-président du Conseil Scientifique*

*M. le Professeur Germain GILLET*

*Directeur Général des Services*

*M. Alain HELLEU*

## **COMPOSANTES SANTE**

*Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard*

*Directeur : M. le Professeur J. ETIENNE*

*Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérienx*

*Directeur : Mme la Professeure C. BURILLON*

*Faculté d'Odontologie*

*Directeur : M. le Professeur D. BOURGEOIS*

*Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques*

*Directeur : Mme la Professeure C. VINCIGUERRA*

*Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation*

*Directeur : M. le Professeur Y. MATILLON*

*Département de formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine*

*Directeur : Mme. la Professeure A-M. SCHOTT*

## **COMPOSANTES ET DÉPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE**

*Faculté des Sciences et Technologies*

*Directeur : M. F. DE MARCHI*

*Département Biologie*

*Directeur : M. le Professeur F. FLEURY*

*Département Chimie Biochimie*

*Directeur : Mme Caroline FELIX*

*Département GEP*

*Directeur : M. Hassan HAMMOURI*

*Département Informatique*

*Directeur : M. le Professeur S. AKKOUCHE*

*Département Mathématiques*

*Directeur : M. le Professeur Georges TOMANOV*

*Département Mécanique*

*Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID*

*Département Physique*

*Directeur : M. Jean-Claude PLENET*

*UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives*

*Directeur : M. Y. VANPOULLE*

*Observatoire des Sciences de l'Univers de Lyon*

*Directeur : M. B. GUIDERDONI*

*Polytech Lyon*

*Directeur : M. P. FOURNIER*

*École Supérieure de Chimie Physique Électronique*

*Directeur : M. G. PIGNAULT*

*Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1*

*Directeur : M. le Professeur C. VITON*

*École Supérieure du Professorat et de l'Éducation*

*Directeur : M. le Professeur A. MOUGNIOTTE*

*Institut de Science Financière et d'Assurances*

*Directeur : M. N. LEBOISNE*





# Remerciements

Il me tient à cœur de remercier le foyer qui m'a vu grandir et qui m'a permis de m'épanouir en toute liberté intellectuelle et physique. J'ai donc ici une pensée chaleureuse pour toute ma famille qui a toujours œuvré pour mon bien et a subvenu plus que nécessaire à mes besoins.

Je suis sincèrement reconnaissant envers Jean-René Duhamel qui a cru en mon enthousiasme et ma passion pour la recherche en tout genre. Jean-René a aussi su me prodiguer un cadre matériel, humain et conceptuel propice à l'accomplissement de mes projets de jeune chercheur.

Je remercie les membres de mon jury qui ont accepté d'évaluer attentivement notre travail. Merci à mes deux rapporteurs, le Dr Joël Fagot et le Dr Bernard Thierry pour leurs regards critiques et parcimonieux de psychologues et primatologues aguerris. Merci aussi au Pr Remi Gervais pour son intérêt pour nos travaux et pour avoir accepté la présidence de mon Jury. Je remercie aussi sincèrement le Dr Julie Lemerrer d'avoir accepté d'être examinatrice de ma thèse.

Je souhaite dédier ces quelques lignes à ma presque-femme, Marie. Nous avons vécu ces années de thèse ensemble pour le meilleur et pour le reste. J'en profite pour te féliciter pour avoir tenu le coup jusqu'à la fin de ta thèse et cela malgré des obstacles allant jusqu'à la guerre civile en Syrie ! Nous pouvons maintenant être deux jeunes docteurs, béats, soulagés; deux amoureux ayant la vie devant eux, et le reste ☺

J'ai ici une pensée chaleureuse pour ma meute d'ami(e)s qui m'ont appris à vivre en compagnie et avec qui j'aime construire l'avenir et refaire le monde à notre image : durable, enivrante et solidaire ! J'espère vous revoir encore et toujours quoique l'on fasse et où que l'on soit !

Je remercie mes collègues du CNC et du L2C2 avec qui il a toujours été très agréable de travailler et de se détendre :

Je souhaite tout particulièrement remercier Gilles avec qui il a toujours été plaisant de phosphorer. Avec Elodie, je vous dois une fière chandelle pour le temps que vous avez passé à corriger ce manuscrit.

Merci à Sylvia pour son soutien moral et ses judicieux conseils. Avec Elodie, vous avez le petit grain de folie qui vous rend plus qu'agréable à vivre !

Merci à Pierre Baraduc pour avoir assumé le rôle du statisticien de référence, beaucoup d'analyses n'auraient pas été possibles sans son expertise et sa patience.

Merci à Angela dont le regard critique a grandement participé à la qualité de notre travail.

Merci à Véronique pour m'avoir fait confiance tout au long de ma thèse.

Une ligne pour Romain, un heureux hasard et une certaine nécessité nous ont fait nous retrouver entre les murs de l'ISC. Je te souhaite tout le bonheur qu'une vie de recherche puisse prodiguer !

Merci à Mathieu et Aurélie pour leur bonne humeur et leurs coups de main salvateurs dans l'animalerie.

Merci à Olivier, Elaine, Arthur et Augustin c'était un plaisir de vivre ces années de thèse en votre compagnie.

Merci à Audrey pour ces moments de détente et d'échanges sur les balcons de l'ISC, on se reverra peut-être aux US !!!

Merci à Maude et Florent pour ces instants partagés ensemble et vive les mariés ☺

Bonne chance à Mina pour continuer ce que nous avons commencé, dans tous les cas, garde l'espoir et le sourire et les neurones viendront un jour !

Merci à nos informaticiens de choc Sylvain et Johan pour leur maintien efficace de l'intégrité du réseau et surtout leur bonne humeur quotidienne !

Merci à Serge pour ces rigoureux bricolages m'ayant bien aidé lors de mes expériences.

Merci aux animaliers, Jean-Luc, Fabrice et Jonathan, les travailleurs de l'ombre qui s'occupent avec dévouement de nos petits macaques.

Je souhaiterai aussi particulièrement remercier les gestionnaires, Christèle et Jennifer pour l'excellent travail d'organisation dont j'ai pu profiter durant ces dernières années.

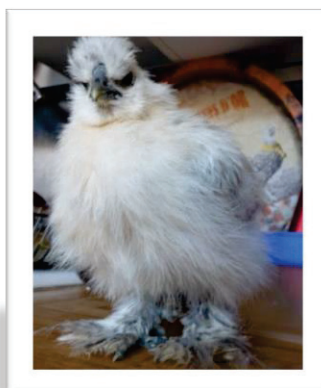
Et bien sûr merci à tous les autres membres de l'Institut des Sciences Cognitive : Merci à Manu, Flavia, Marion et Marion, Laure, Gustavo, Tiffany, Julia, Pierre, Justine, Romuald, Ignacio, Sulianne, Claire, Jean-Claude, Sandra, Léon, Audrey, Manuela, Martina, Guillaume, Miguel et tous les autres

J'aimerais aussi remercier les membres du bureau de l'école doctoral Neurosciences et cognition (EDNSCo) avec qui il a été enrichissant de débattre et décider pendant ces années en tant que représentant des doctorants.

Merci à TOSH, JABBA, SPIKE et YODA pour leurs coopérations. ORION et SPICY n'ont jamais rien compris à ce que je leur demandais, mais l'important c'est de participer... Il est vraiment étrange de sentir son destin lié à ce point à celui d'un macaque... il a été toutefois enrichissant d'essayer de concevoir leur point de vu. Ils m'ont enseigné que tous les primates peuvent se réconcilier mais aussi que les endives comme la vie peuvent se croquer à pleines dents, sans vinaigrette.

Je verbalise ici mon souhait intime que les laboratoires utilisant ces êtres sensibles continuent à se donner les moyens de travailler en accord avec l'éthique requise par ces pratiques. J'espère que mon travail participera aussi à l'amélioration de leurs conditions, intimement liées aux aléas des politiques de financement. Quoi qu'il en soit nous pouvons toujours mieux faire et nous faisons de mieux en mieux, c'est pour cela que je reste optimiste à ce sujet.

Je tiens aussi à remercier tous les habitants de mon jardin, nos poules, Itzer et Peuh et aussi nos poussins Glinglin et Malo, fils et filles de Peuh et de Pioupiou (Figure 0). Merci pour les œufs, le réveil matin et le spectacle! Des poules c'est quand même bien mieux que la télévision...



**Fig 0.** Un étrange spécimen juvénile de poule soie barbue (*Gallus gallus domesticus*)



*« De toutes les écoles de la patience et de la lucidité, la création est la plus efficace. Elle est aussi le bouleversant témoignage de la seule dignité de l'homme : la révolte tenace contre sa condition, la persévérance dans un effort tenu pour stérile. »*

*Albert Camus*

**Résumé :** Les macaques sont-ils capables de prendre en compte le préjudice porté à autrui occasionné par leurs actes ? Si oui, quelles facultés leur permettent de l'appréhender et quelles variables influenceraient leurs décisions dans de tels contextes sociaux ? De la perception à la production de comportements sociaux, une multitude de processus mentaux complexes permettent aux macaques de vivre au sein d'une société dynamique, structurée et cohésive. Bien que la présence de comportements pro et antisociaux y ait déjà été décrite, leurs causes ultimes et proximales ne sont pas évidentes. Est-ce que l'empathie, définie ici comme la capacité à ressentir les émotions d'autrui, pourrait expliquer l'expression de comportements prosociaux ? Les réponses à de telles questions peuvent avoir des répercussions importantes pour les sciences, mais aussi pour la philosophie et l'éthique. L'originalité et la pertinence de notre démarche expérimentale résident dans la mesure objective des comportements sociaux à l'aide de dispositifs et protocoles novateurs conçus et validés au cours de cette thèse. Nous avons en effet entrepris de reproduire un contexte social dans un environnement contrôlé de laboratoire. Ainsi, en plaçant deux animaux face à face, nous avons mis au point un protocole de décision sociale unique permettant à un macaque acteur de choisir de délivrer soit un stimulus aversif (un jet d'air comprimé sur le visage) soit un stimulus appétitif (une goutte de jus de fruit) à son partenaire, à un espace vide ou à lui-même. Les choix étant organisés en paires, l'acteur devait sélectionner soit l'option prosociale, soit l'option antisociale ou, pour des décisions contrôles non-sociales, soit l'option rationnelle, soit l'option irrationnelle. Des analyses appropriées des mesures oculométriques (niveau de regard mutuel et fréquence de clignement des yeux) nous ont permis d'établir des relations entre réponses émotionnelles et tendances pro- (ou anti-) social et de révéler des processus homologues à ceux impliqués dans l'empathie émotionnelle humaine, car dépendants des expériences passées et des relations entretenues avec le partenaire. L'évaluation de l'impact des décisions sociales d'un singe sur les prochaines décisions sociales de son partenaire a révélé la présence d'une réciprocité pour la délivrance d'un stimulus aversif mais, en accord avec d'autres études, l'absence de réciprocité pour la délivrance d'une récompense alimentaire. Ces résultats faisant écho aux comportements de revanches observés chez les macaques, l'étude des bases biologiques et cognitives de tels comportements sont maintenant à notre portée. Le second volet de cette thèse a été motivé par la volonté de comparer les tendances exprimées lors de la tâche de décision sociale avec les interactions naturellement exprimées au sein d'une mini-colonie de macaque à longue queue (*Macaca fascicularis*) dans leur environnement de vie commun. Dans ce but, un système de mesure semi-automatique de leurs comportements sociaux par analyse vidéo de leur position tridimensionnelle a été développé, suscitant la description d'autres mécanismes de cognition sociale comme la compétition pour l'accès aux ressources de jeu et la mesure des conséquences comportementales d'administrations de MDMA, une molécule ayant chez l'Homme des effets entactogènes. Nos résultats contribuent donc à affiner nos connaissances de la psychologie sociale des macaques et appellent maintenant à la recherche des bases biologiques de ces comportements sociaux constituant un modèle animal de la communication sociale non-verbale humaine.

---

## Title : Emotions and social decisions in macaque

---

**Abstract :** Do macaques are able to take into account others' welfare during social decisions-making ? If so, what capacities allow them to apprehend it and which variables would influence their decisions in such social contexts ? From perception to the production of social behavior, a multitude of complex mental processes allow macaques to live in a dynamic society, structured and cohesive. Although the presence of pro-and antisocial behavior had already been described, their ultimate and proximate causes are not known. Does empathy, defined here as the ability to feel the emotions of others, could explain the expression of pro-social behavior? The answers to such questions might have important implications for science, but also in philosophy and ethics. The originality and relevance of our experimental approach lies in the objective measurement of social behavior using innovative devices and protocols developed and validated during this thesis. Indeed, we aimed to reproduce a social context in a controlled laboratory environment. Thus, by placing two animals face to face, we have developed a unique protocol for social decision allowing a macaque to delivered either an aversive stimulus (an air puff on the face), an appetitive stimulus (drop of fruit juice) to its partner, to an empty space or to itself. The choices are organized in pairs, the actor had to select either the prosocial option or antisocial option or, for non-social controls decision the rational or irrational option. Appropriate analyzes of eye tracking measures (level of mutual gaze and blink frequency) allowed us to establish relationships between emotional responses and pro (or anti) social trends. It revealed processes dependent on past experiences and relationships with the partner, thus homologous to those involved in human emotional empathy. Assessing the impact of social decisions of a monkey on the next social decisions of his partner revealed the presence of reciprocity for the delivery of an aversive stimulus, but in agreement with other studies, lack of reciprocity for the delivery of a food reward. These results are consistent with the behavior of revenge observed in macaques, the study of it biological and cognitive bases are now within our reach. The second part of this thesis was motivated by the desire to compare trends expressed in the task of making social interactions with naturally expressed in a mini-colony of long-tailed macaque (*Macaca fascicularis*) in their home cage. For this purpose, a system of semi-automatic measurement of their social behavior through video analysis of their three-dimensional position was developed, leading to the description of other mechanisms of social cognition such as competition for access to play resources and the behavioral consequences of MDMA administration, a molecule having entactogens effects in humans. Our results help to refine our understanding of the social psychology of monkeys and should allow revealing the biological basis of these social behaviors, constituting an animal model of human non-verbal social communication.

**Discipline :** Neurosciences cognitives

**Mots-clés :** psychologie sociale, prosocialité, empathie, réciprocité, compétition.

**Laboratoire :** Centre de Neuroscience Cognitive, UMR 5229, 67 bd Pinel 69 675 Bron cedex, France

# Table des matières

<b>Introduction.....</b>	<b>11</b>
<b>Avant-propos .....</b>	<b>11</b>
<b>A. Dynamiques sociales des macaques.....</b>	<b>14</b>
A.1. Les macaques au sein des primates .....	14
A.2. Une vie en société .....	16
A.3. Perceptions et comportements sociaux des macaques .....	19
A.4. Comportements pré- et post-conflit .....	22
A.5. Tolérances sociales.....	24
A.6. Réciprocité et relations d'amitié.....	25
A.7. Réseaux d'interactions sociales .....	26
A.8. Raisons évolutives d'une cognition sociale .....	26
<b>B. La psychologie sociale des macaques .....</b>	<b>30</b>
B.1. Évidences et nécessités d'un esprit animal .....	30
B.2. Épistémologie des sciences du comportement animal. ....	31
B.3. États mentaux et comportement sociaux .....	36
B.4. Décisions sociales.....	38
B.5. Mesures des émotions chez le macaque.....	40
B.6. Implication des émotions dans la cognition sociale.....	42
B.7. Représentations de soi et d'autrui .....	52
B.8. Besoins et motivations sociales .....	54
<b>C. Problématiques .....</b>	<b>60</b>
C.1. Mécanismes comportementaux de la bienveillance.....	60
C.2. Réciprocité dans les décisions sociales.....	61
C.3. Motivation sociale et contexte de compétitions .....	62
<b>Contributions méthodologiques .....</b>	<b>65</b>
<b>A. Mesure des comportements .....</b>	<b>65</b>
A.1. Mesure automatisée des comportements par analyse positionnelle.....	66
A.2. Mesure manuelle des comportements .....	72
<b>B. Protocole de décision sociale.....</b>	<b>76</b>
<b>C. Dispositifs installés dans l'environnement de stabulation .....</b>	<b>79</b>
<b>Contributions expérimentales et théoriques.....</b>	<b>83</b>
<b>I. Behavioral correlates of kindness in macaques .....</b>	<b>84</b>
Introduction .....	85

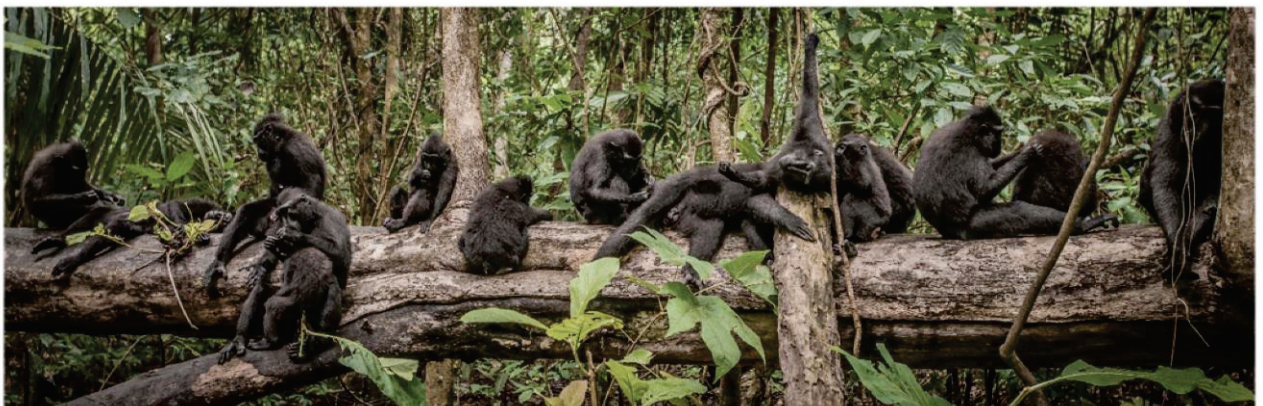
Materials and methods .....	88
Results .....	91
Discussion .....	106
<b>II. Macaque diplomacy: tit-for-tat as a potential but not dominant strategy in social decision-making.....</b>	<b>114</b>
Introduction .....	114
Materials and methods .....	115
Results .....	120
Discussion .....	121
<b>III. Compete to play: trade-off with social contact in long-tailed macaques.....</b>	<b>126</b>
Introduction .....	127
Materials and methods .....	128
Results and Discussion .....	130
<b>Discussion générale .....</b>	<b>139</b>
A. Les neurosciences sociales sous le prisme de l'éthologie.....	140
B. Bases des décisions sociales chez le macaque.....	141
C. Motivations associées à la délivrance de récompense. ....	142
D. Motivations associées à l'évitement d'un stimulus aversif.....	146
D.1 Théorie simulationniste de l'empathie et leur limites .....	151
E. Variables internes et prise de décisions .....	152
F. Raisons évolutives de l'empathie émotionnelle .....	155
F.1. Dissociation entre l'empathie pour la progéniture et pour les congénères .....	156
F.2. Empathie en tant que mécanisme de maintien de la cohésion du groupe .....	157
G. Mécanismes proximaux de l'empathie .....	158
G.1. Catégorisation du vivant .....	158
G.2. Catégorisation des informations sociales.....	160
G.3. Modulations biologiques et cognitives de l'empathie .....	160
G.4. Le cerveau social .....	162
H. Ontogénie de l'empathie .....	165
I. Motivations pour les comportements de jeu solitaire.....	166
<b>Conclusion et perspectives.....</b>	<b>169</b>
<b>Bibliographie.....</b>	<b>172</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>195</b>
1. Prises de sang capillaire .....	196
<b>IV. Blood micro sampling from ear capillary in nonhuman primates.....</b>	<b>198</b>
Introduction .....	199



Materials and methods .....	200
Results .....	202
Discussion .....	203
<b>V. Effects of MDMA on cynomolgus monkeys behaviors: preliminary results .....</b>	<b>207</b>
Introduction .....	207
Materials and methods .....	209
Results .....	211
Discussion .....	214
Perspectives.....	216
<b>3. Commentaires sur les modèles primates de la communication sociale non-verbale.....</b>	<b>217</b>



# Introduction



*« Il ne faut pas uniquement intégrer. Il  
faut aussi désintégrer. C'est ça la vie.  
C'est ça la philosophie. C'est ça la science.  
C'est ça le progrès, la civilisation. »*

*Eugène Ionesco*

# Avant-propos

En absence de mots, la lecture du corps des autres est une fenêtre entre-ouverte sur leurs états mentaux. L'homme est sans nul doute un spécialiste dans ce domaine. Cette expertise ayant des bases biologiques, elle possède inévitablement des racines évolutives. Ainsi, certains aspects de cette capacité à inférer les états mentaux de nos congénères sont partagés avec d'autres animaux. Les états mentaux peuvent regrouper la perception, les émotions, les intentions et la cognition. Un travail plus ou moins complexe d'inférence est nécessaire pour accéder aux états mentaux d'autrui. Cette capacité à percevoir le ressenti ou le point de vue d'autrui détermine le degré de sensibilité d'un animal aux états mentaux de ses congénères.

Les processus mentaux traitant au sens large l'information sociale forment la cognition sociale. Ils sont impliqués dans la régulation et la production de comportements sociaux et jouent donc un rôle essentiel pour la survie de l'individu.

En effet, vivre au sein d'une société peut procurer des avantages sélectifs, la survie d'un individu est alors dépendante de celle du groupe. Nous postulons ainsi l'existence de mécanismes de régulation des comportements sociaux permettant, entre autres, de ne pas nuire inutilement à la cohésion du groupe.

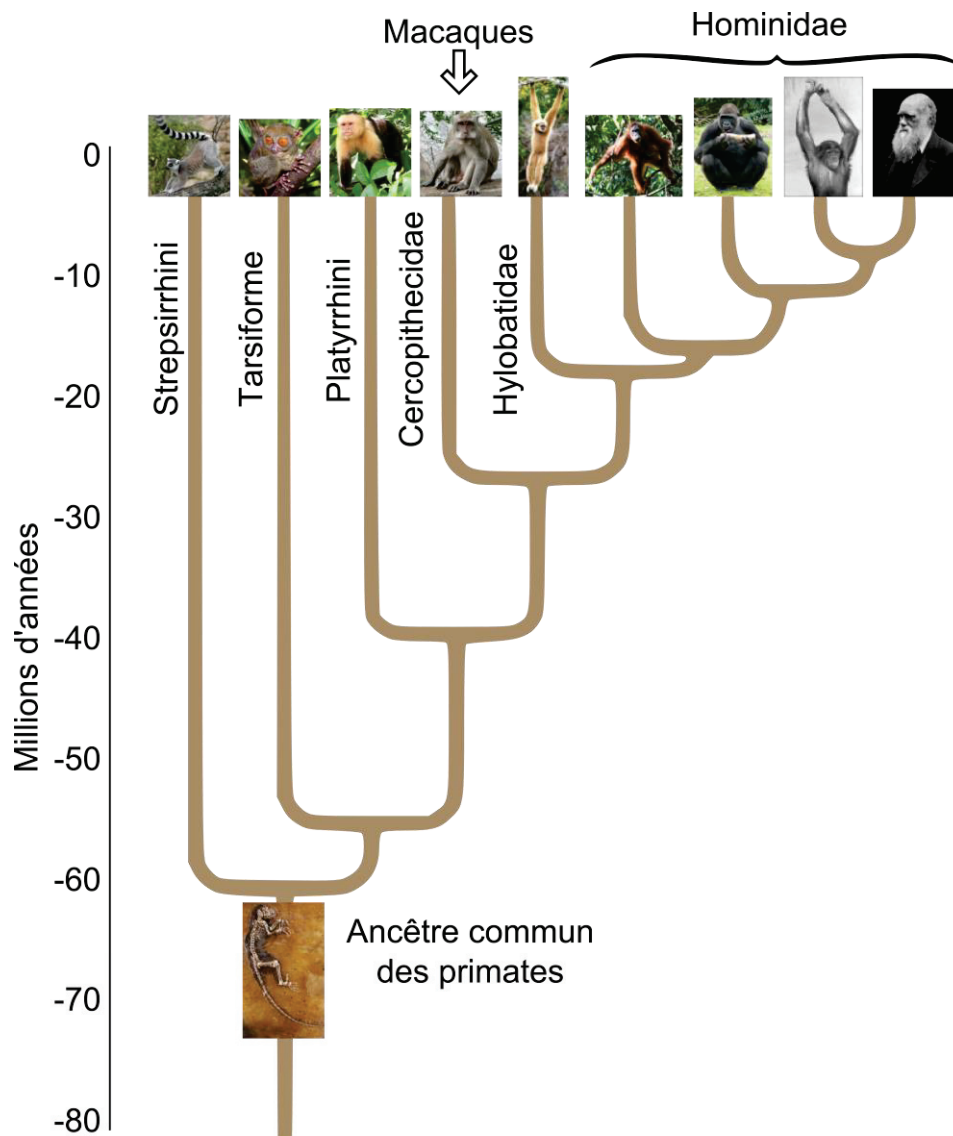
Il y a environ 25 millions d'années (soit, à titre indicatif, moins de 10 % de l'histoire évolutive depuis l'apparition des mammifères), l'ancêtre commun à l'homme et aux macaques vivait aussi dans des environnements physiques et sociaux nécessitant des capacités cognitives, physiologiques et perceptives adaptées aux contraintes auxquelles il était soumis. De par cette proximité phylogénétique et son abondance, le macaque est considéré comme un des meilleurs modèles animaux des comportements sociaux non-verbaux humains. Il existe toutefois des différences notables entre les comportements du macaque et de l'homme. Ainsi, pour introduire nos études portant sur les mécanismes de cognition sociale du macaque, nous aborderons dans un premier temps la phylogénie, l'organisation et le fonctionnement social de ces primates non-humains (PNH). Dans un second temps, nous

synthétiserons les connaissances relatives à la psychologie sociale des macaques en mettant l'accent sur la place de l'affect dans leur cadre de décision sociale.

Notre démarche expérimentale s'est articulée en deux volets complémentaires : le premier a consisté, à l'aide d'une tâche de décision sociale impliquant deux partenaires placés face à face, en l'étude des mécanismes cognitifs impliqués dans les comportements pro-sociaux chez le macaque. Ces études ont été accompagnées de mesures oculométriques chez les deux animaux permettant l'estimation d'une part de leurs niveaux d'interaction sociale au travers de leurs regards et d'autre part de leur émotivité au travers de leur fréquence de clignement des yeux. Nous discuterons nos résultats en présentant les bases biologiques et psychologiques potentiellement impliquées dans la régulation des comportements identifiés et étendrons la discussion à la genèse de tels comportements pro-sociaux au cours de l'histoire évolutive des macaques.

Le second volet de cette thèse s'intéresse aux interactions naturellement exprimées entre ces mêmes macaques dans leur environnement de vie commun. Dans ce but, nous avons développé un système d'analyse semi-automatique des comportements des primates en groupe. La mesure à haut débit de leurs comportements sociaux nous a permis de mettre en évidence d'autres mécanismes de cognition sociale comme ceux impliqués dans la compétition pour l'accès aux ressources de jeu. Enfin, en annexe de cette thèse, nous nous sommes intéressés aux effets entactogènes de molécules comme la MDMA et présenterons des résultats préliminaires de l'effet de son injection sur le comportement social de nos animaux.

L'originalité et la pertinence de nos travaux résident dans la mesure objective des comportements sociaux à l'aide de dispositifs et protocoles expérimentaux novateurs conçus au cours de cette thèse. Une telle démarche, résolument pluridisciplinaire, nous a permis, au travers de publications scientifiques, de préciser la nature des mécanismes cognitifs et biologiques motivant et modulant les comportements pro-sociaux chez le primate.



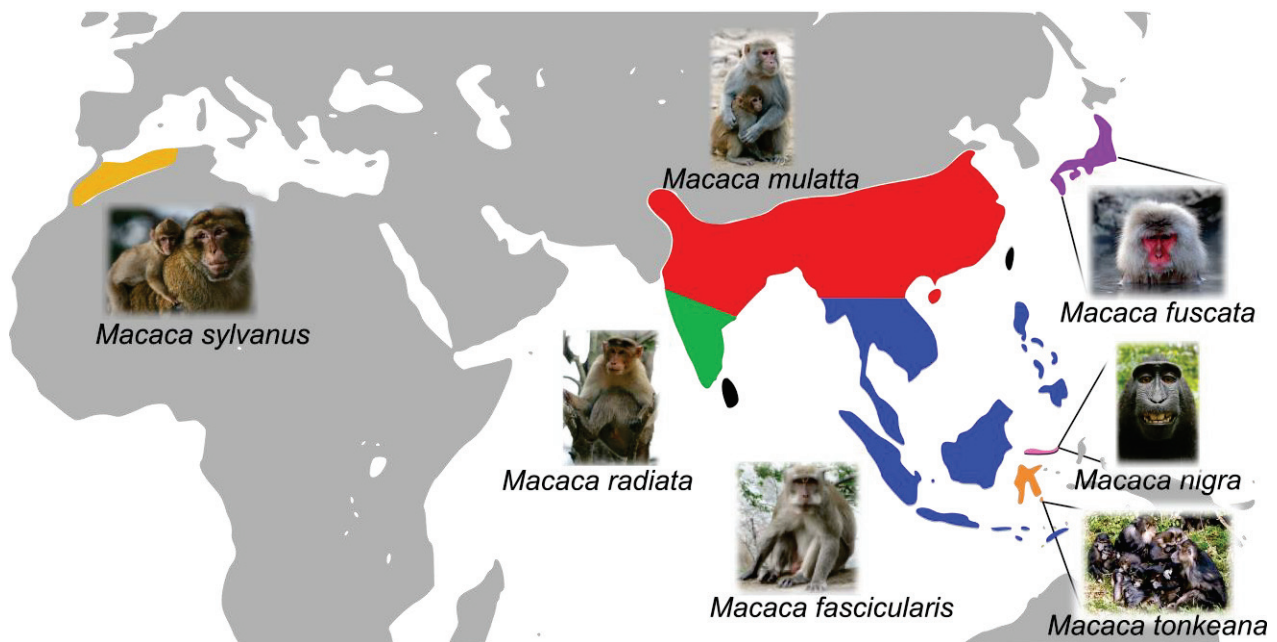
**Fig. 1.** Représentation de la phylogénie des primates. Données brutes tirées de Dolhinow et Fuentes 1999.

## A. Dynamiques sociales des macaques

### A.1. Les macaques au sein des primates

Les macaques font partie de l'ordre des primates, plus précisément de la famille des cercopithecidae (Figure 1). Ils sont majoritairement semi-arboricoles et frugivores,

ont colonisé tout type d'habitat, de la montagne au désert en passant par la forêt tropicale (Richard et al 1989) et n'hésitent pas à s'aventurer dans les villes pour se procurer leur nourriture (Jaman and Huffman 2013). Ces incroyables facultés d'adaptation participent au fait que les macaques sont d'ailleurs le genre de primate non-humain (PNH) le plus représenté sur terre, mais aussi, au sein des primates, le second en nombre d'individus après l'Homme. Une figuration de l'aire de répartition de certaines espèces de macaque est exposée en Figure 2. Ainsi, de par leur abondance et leur proximité phylogénétique avec l'Homme, les espèces de macaque non-menacées constituent un excellent modèle de notre physiologie, mais aussi un modèle animal à la fois pertinent et éthique de la cognition sociale humaine (Passingham 2009; McFarland et al 2013). En effet, à part l'Homme toutes les espèces d'Hominidae sont malheureusement en voie d'extinction, par conséquent, nos protocoles impliquent des macaques rhésus (*Macaca mulatta*) et des macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*) dont les aires de répartitions sont respectivement schématisés en rouge et bleu en Figure 2. Les 22 espèces de macaque aujourd'hui connues se distinguent par leur morphologie et leur tempérament social (Thierry et al 2000; Sussman et al 2013). Par exemple, les macaques rhésus (*Macaca mulatta*) et japonais (*Macaca fuscata*) sont réputés comme étant agressifs et intolérants avec leurs congénères. À l'inverse les macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) sont des animaux plus pacifiques et permissifs. Il n'est pas encore totalement établi dans quelle mesure les écosystèmes respectifs de ces animaux ont participé à l'émergence de ces différents comportements sociaux (Chalmers 1979). De plus, les mécanismes biologiques expliquant ces différences sont encore mal connus, mais de récentes avancées dans le domaine sont à noter et seront discutées ultérieurement (Wendland et al 2006; Canli and Lesch 2007; Weiss et al 2011). Un des dénominateurs communs des macaques est qu'ils vivent tous au sein d'un groupe social plus ou moins hiérarchisé. Mais quels sont donc les avantages d'une vie au sein d'un groupe social ?



**Fig. 2.** Représentation simplifiée de l'aire de répartition de 7 espèces de macaque.

### **A.2. Une vie en société**

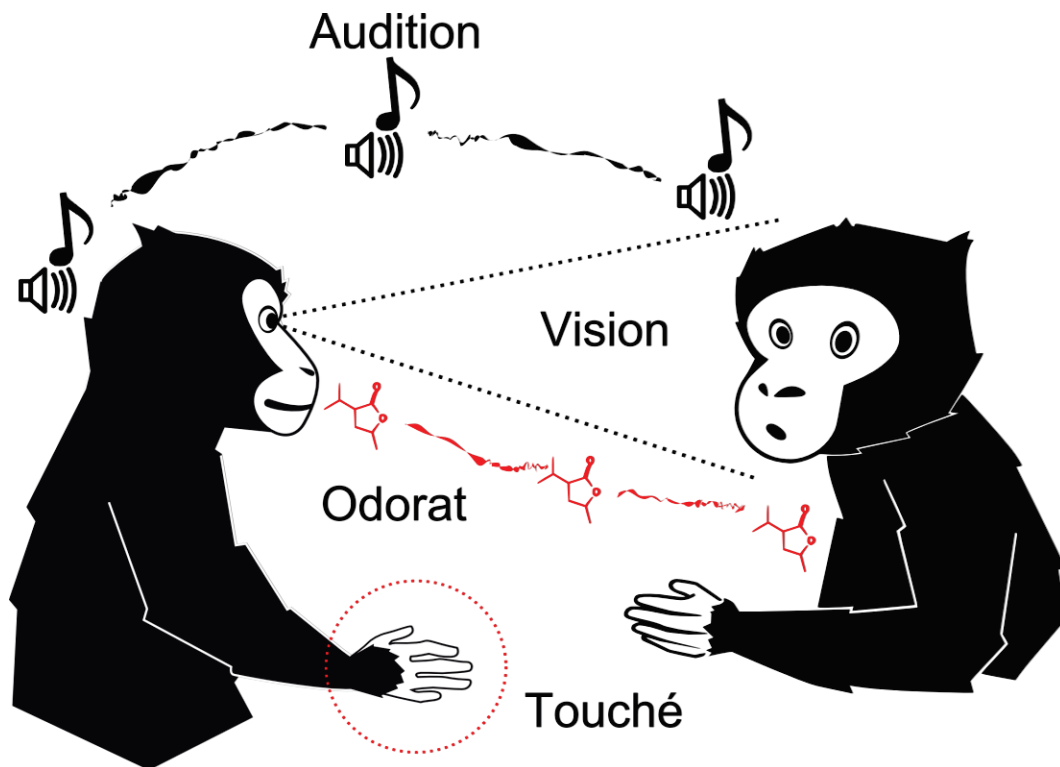
Toutes les espèces diurnes de primates vivent donc au sein d'un groupe social composé en partie d'individus non apparentés, ayant chacun pour but logique de maximiser leur survie et leur descendance. Or, la formation d'un groupe social améliore généralement la protection contre les prédateurs, la détection de ressources, les chances de reproduction et peut maximiser la survie de la descendance (Simonds 1974; Ebensperger et al 2012; McFarland and Majolo 2013).

Néanmoins, il existe des contreparties à la vie en communauté, comme, le partage des ressources. Ce type de situation est parfois source de conflits qui sont d'autant plus violents que l'objet de la discorde a de la valeur (Steenbeek and Sterck 1997). Pour éviter une trop grande occurrence de ces conflits intergroupes, l'existence de comportements ritualisés permet l'établissement d'une structure hiérarchique définissant de manière plus stable le rôle et les privilèges de chacun (Lorenz 1969;



Chamove 1983). L'organisation sociale des macaques que nous considérons ici est, entre autres, régie par une hiérarchie, népotiste et matrilineaire, c'est-à-dire biaisée en faveur des individus familiers et composée de plusieurs lignées de femelles apparentées (Simonds 1974; Chalmers 1979). En effet, le statut hiérarchique des femelles est dicté par celui de leurs mères. Les mâles, eux, émigrent de leur groupe natal à la puberté pour en intégrer un autre où leurs aptitudes à dominer les autres mais aussi celles à les fédérer au sein de coalitions vont définir leur place dans la hiérarchie (Cheney et al 1986; Steenbeek and Sterck 1997; Altmann 2006). Il existe ainsi différentes stratégies pour atteindre le haut de la hiérarchie, l'une d'elle consiste à établir des relations privilégiées et obtenir le soutien des femelles des matriline dominantes. Les difficultés de ce défi d'intégration sociale peuvent expliquer pourquoi les groupes de macaques comportent généralement quatre fois plus de femelles que de mâles (Simonds 1974).

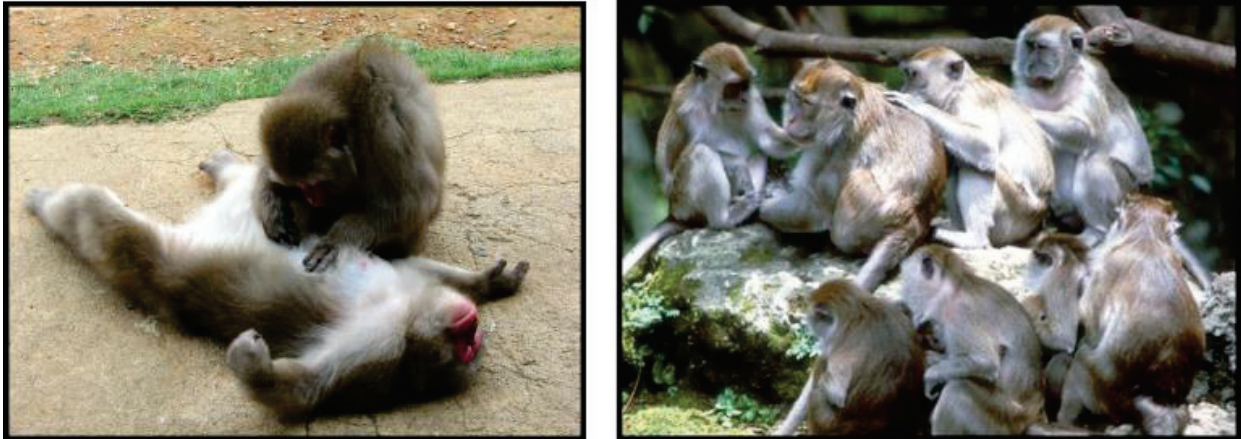
Une autre contrainte inhérente à la vie en groupe est le maintien de la cohésion de la troupe (Conradt and Roper 2000; Sugiura et al 2011; Nishikawa et al 2014). En effet, un manque de cohésion diminue les chances de survie de chaque individu de la troupe (McFarland and Majolo 2013; Nishikawa et al 2014), mais de nombreux mécanismes permettent de la maintenir. Par exemple, l'émission de vocalises localisatrices permet de garder le contact entre les membres de la troupe (Simonds 1974). Il existe aussi une synchronisation des activités grâce à des mécanismes de contagion, par exemple pour les comportements de recherche ou de consommation d'aliments (Agetsuma 1995; Ferrari et al 2005). On note que cette contagion s'applique aussi au bâillement ou au grattement (Nakayama 2004; Palagi et al 2009). Néanmoins, cette sorte d'instinct grégaire que nous venons de décrire est aussi présent chez la majorité des animaux vivant au sein de groupes sociaux, en particulier les synchronies lors de comportement de recherche de nourriture (Drever 2006; Ogura and Matsushima 2011). Ainsi, la particularité des primates résiderait plutôt dans la richesse et l'enjeu des interactions sociales dans lesquelles ils sont



**Fig. 3.** *Modalités perceptives utilisées par les primates pour communiquer avec leurs congénères*

fréquemment impliqués. Le statut hiérarchique étant un facteur généralement déterminant quant à la survie des individus et de leurs descendances, les contraintes inhérentes à la vie en groupe semblent prévaloir sur les contraintes directement induites par l'environnement. Les dynamiques de groupe des macaques semblent avoir favorisé l'émergence d'une certaine « intelligence sociale » affinant la production de comportements sociaux et la compréhension d'autrui (Humphrey 1976; Cheney et al 1986; Byrne and Whiten 1988; Dunbar 1998; Maestriperi 2007). Nous allons maintenant décrire plus précisément les bases des aptitudes sociales des macaques et en quoi exceller dans ce domaine peut être synonyme de survie chez ces animaux.

### A.3. Perceptions et comportements sociaux des macaques

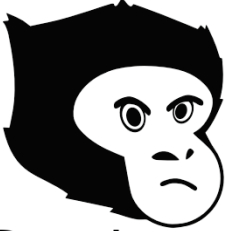



**Fig. 4.** Exemple de scènes d'épouillage entre deux macaques japonais ou plusieurs macaques à longue queue.

Comme la majorité des animaux, les macaques ont la possibilité de communiquer avec leurs congénères. Les modalités perceptives principalement utilisées chez les primates sont, la vue, l'ouïe, l'odorat et le toucher (Figure 3). La vue et l'ouïe demeurent les sens les plus informatifs pour les primates. Chaque individu peut notamment reconnaître l'identité de ses congénères mais aussi extraire des informations à partir de, par exemple, la posture de leur corps, des mimiques faciales ou de la direction du regard (Emery 2000; Gothard et al 2006; Ferrari et al 2009; Sliwa et al 2011). Chez les primates, une autre modalité sensorielle est cruciale dans la communication sociale : le toucher (Simonds 1974; Dunbar 2010). En effet, une des manifestations d'affiliation la plus aisément perceptible (et donc quantifiable) chez ces animaux est l'épouillage social. Lors de cette activité un individu prend une posture, traduisant souvent un état de relaxation, pendant qu'un autre inspecte scrupuleusement sa fourrure (exemple de scènes d'épouillage entre deux macaques japonais et plusieurs macaques à longue queue en Figure 4). Cette activité, qui possédait probablement à la base des fonctions antiparasitaires, permet de créer et

d'entretenir les liens sociaux au sein de la colonie (Schino et al 1988; Boccia et al 1989; Spruijt et al 1992; Gumert and Ho 2008; Crockford et al 2013). On observe par exemple une préférence pour épouiller certains partenaires mais de manière encore plus surprenante certaines parties du corps de certains partenaires (Moser et al 1991). En effet, les parties du corps plus sensibles (e.g, visage, périnée) sont préférentiellement confiées à des partenaires privilégiés, un comportement suggérant une notion de confiance en l'autre chez ces animaux. Les corrélats physiologiques de cette activité profondément sociale suggèrent aussi sa nature relaxante et agréable, le taux d'hormones telle que les endorphines augmentant après une séance d'épouillage sociale, et cela chez les deux partenaires (Keverne et al 1989; Shutt et al 2007a).

Ainsi chez les primates, il existe un historique, une relation unique entre chaque congénère. Ces liens ne sont pas figés et doivent être entretenus sous peine d'être rompus. Pour ceux qui tentent de comprendre les macaques, l'épouillage social est souvent considéré comme un acte « politique », permettant aux dominants d'établir de solides coalitions mais permettant aussi aux faibles de se faire tolérer par les forts, ou encore, à la mère de préparer son enfant à ce monde social (Schino et al 1988; Spruijt et al 1992; Widdig et al 2000; Winslow et al 2003; Lazaro-Perea et al 2004; Maestripieri 2007; Lehmann et al 2007; Gumert and Ho 2008). Quoi qu'il en soit, ces animaux possèdent les moyens d'exprimer leur motivation pacifique ou affiliative envers chacun de leurs congénères. Mais le monde social des macaques est particulièrement belligérant. Les interactions sont loin d'y être toujours pacifiques. Pour affirmer son statut, le dominant met régulièrement le dominé à l'épreuve. Les animaux rentrent alors dans une interaction ritualisée, se basant sur l'échange de vocalises, de mimiques faciales et de postures corporelles, permettant une utilisation plus parcimonieuse de la violence physique au quotidien. La Figure 5 présente des exemples de comportements adéquats à adopter pour un individu dominé confronté à l'attention d'un autre dominant (Simonds 1974). Ces genres de défis sociaux sont

 <p><b>Dominant</b></p>	6 Attaque
	5 Approche
	4 Menace "bouche ouverte"
	3 Menace "yeux ouvert"
	2 Fixe
	1 Regarde
 <p><b>Dominé</b></p>	1 Claquement de lèvre lent
	2 Claquement de lèvre rapide
	3 Grimace
	4 Grimace large
	5 Grimace large et invite à être monté
	6 Fuite, grimace et queue dressée

**Fig. 5.** Attitudes adoptées lors d'une interaction entre un dominant et un dominé chez le macaque bonnet (*Macaca radiata*), d'après Simonds 1974.

très fréquents. Le dominant doit se soucier de son statut et le dominé de son intégrité physique. Un faux-pas lors de ces interactions sociales peut être interprété, d'un côté comme un signe d'affaiblissement du dominant, et de l'autre comme un signe de défiance du dominé vis à vis du dominant. On note que ces codes sociaux peuvent différer selon l'espèce de macaque considérée. Par exemple, l'expression faciale « grimace large » traduit la soumission chez les macaques rhésus alors qu'elle traduit plutôt l'affiliation chez les macaques de Tonkean (Thierry 1990).

Les macaques affichent un intérêt particulier pour l'observation des interactions sociales entre leurs congénères. Des études expérimentales ont d'ailleurs démontré

leurs capacités à catégoriser des relations de dominance uniquement par l'observation de film d'interaction sociale (Paxton et al 2010). Ces animaux sont donc capables de catégoriser leur monde social, d'en extraire du sens. Des études fines de la communication sociale des macaques à crête (*Macaca nigra*) ont révélé la nature multimodale de leur signaux sociaux (Micheletta 2012). Une subtile variation de la fréquence du claquement de lèvres peut être porteuse d'informations (Morrill et al 2012; Micheletta et al 2013). Il existe dans les signaux sociaux des macaques, une sophistication difficilement perceptible et donc objectivable par l'observateur. Un des défis inhérents à l'étude du comportement social des primates non-humains réside dans l'interprétation des comportements observés. Cela est particulièrement vrai lorsque l'on souhaite évaluer le niveau d'affiliation entre individu. A ce jour, la mesure d'aucun comportement seule ne semble satisfaisante (Silk 2002; Barrett et al 2007), en particulier dans un environnement naturel où l'animal peut interagir avec des congénères appartenant à différentes classes sociales. Par exemple, une mère peut se faire épouiller uniquement pour qu'elle tolère que cet autre individu puisse interagir avec son enfant (Silk 1999). Ce genre d'interactions ne pourrait être considéré comme une manifestation d'affiliation mais plutôt comme un échange de services (Wei et al 2013). Tout comme dans l'exercice de classification du vivant, la caractérisation des interactions entre primates devrait idéalement reposer sur plusieurs critères, prenant en compte les comportements des animaux pendant l'interaction sociale mais aussi en amont et en aval de ces interactions.

### **A.4. Comportements pré- et post-conflit**

Pour un observateur extérieur, les agressions entre primates semblent parfois gratuites, il est alors légitime de se demander si ce genre d'acte est motivé par des rancunes antérieures ou une redirection d'agression.

Les études ayant cherché la présence du sentiment de vengeance chez les PNH tendent à montrer une plus grande prévalence des actes de représailles chez les chimpanzés que chez les macaques (de Waal and Luttrell 1988). Cela pourrait s'expliquer par le fait, qu'à l'inverse des grands singes, les macaques dominés sont quasiment incapables d'agresser les dominants. Ainsi, les macaques exprimeraient leur vengeance en augmentant la fréquence d'agression envers les individus, plus faibles et apparentés à ceux les ayant récemment agressé (Silk 1992; Aureli et al 1992). Ce résultat suggère aussi la capacité des macaques à se représenter les liens sociaux existant entre leurs congénères. De manière générale, une agression engendre une autre agression, cette dynamique est clairement délétère pour les groupes de primate.

Ainsi pour sortir du cercle vicieux de la violence, les primates peuvent se réconcilier. Une telle activité est définie comme une augmentation de la fréquence de contacts sociaux et de comportements affiliatifs à la suite d'une agression. Cette tendance est présente chez tous les macaques, bien que moins fréquente envers les individus non-apparentés et chez les espèces despotiques (Cords 1992; Aureli et al 1997). De manière intéressante, il a aussi été montré que l'environnement social dans lequel l'animal se développe modifie sa disposition à se réconcilier, suggérant le caractère acquis de tel comportement (de Waal and Johanowicz 1993). Par contre, bien que présente chez les grands singes, la consolation, c'est-à-dire l'implication d'un tiers partie dans le processus de sortie de crise, semble absente chez les macaques (Aureli et al 1994; de Waal 2000a; Maestriperi et al 2009a). Il n'est pour l'instant pas clair si cette absence résulte d'une incapacité des macaques à comprendre les états émotionnels des autres ou résulterait d'une absence de motivation pour effectuer de tels comportements de consolation.





**Fig. 6. (A).** *Exemple de tolérance alimentaire au sein d'un couple de macaque rhésus. Tirée de Dubuc 2012. (B).* *Interaction de racket d'un macaque berbère adulte sur un juvénile (Source : [www.youtube.com](http://www.youtube.com))*

### **A.5. Tolérances sociales**

Malgré une vive compétition pour l'accès aux ressources, une tolérance pour leur partage a été observée entre des individus de cette société despotique (Figure 6A, Dubuc et al. 2012). Cette tolérance n'est pas un acte d'échange actif où un individu offre de la nourriture par le biais d'un don, mais plutôt une tolérance à la consommation ou même la recherche d'aliments dans un espace considéré comme péri personnel. Cette tolérance est sans surprise modulée par l'identité du congénère, ce qui participe encore à la diversité des liens pouvant exister au sein d'une société de macaque. De plus, une sorte de « respect de la propriété privée » a aussi été décrite chez ces animaux (Kummer and Cords 1991). Les auteurs suggèrent que ce genre de comportement permet de minimiser l'occurrence de conflits pouvant dégénérer, avec l'implication de tierces parties alarmées par les cris de l'individu qui aurait été dépossédé de ce qu'il considérerait comme étant son bien. À l'inverse, des comportements de « racket » ont aussi été observés lorsque par exemple un individu dominant vient chercher de la nourriture jusque dans les bajoues d'un dominé (Figure 6B).



### **A.6. Réciprocité et relations d'amitié**

Une relation entre deux primates perdure pendant une période de temps qui est rarement de l'ordre de la semaine. Lorsqu'un individu se joint à un autre groupe, c'est souvent pour des mois voire des années (Chalmers 1979). Par conséquent, les comportements sociaux des primates sont pertinents sur l'instant mais s'inscrivent aussi dans la durée. Il n'est pas trivial de définir ce qu'on entend par une relation d'amitié qui, de plus, s'exprime de manière différente selon les espèces de primate considérées (Silk 2002). On peut définir une relation d'amitié par une plus grande occurrence de comportement affiliatif que de comportement agonistique au sein d'une dyade (Goodall 1986). La symétrie dans l'épouillage social peut aussi être utilisée pour caractériser une relation d'amitié entre deux macaques (McFarland and Majolo 2011; Weinstein and Capitanio 2012; Xia et al 2012; Xia et al 2013). Cette réciprocité s'exprime aussi lors de la formation de coalitions (Packer 1977; Silk 1992; Schino 2007). Ces dynamiques de comportement suggèrent des capacités de cognition sociale élaborées, impliquant un système d'appréciation des intentions et des actes d'autrui ainsi que leur mémorisation. Il est clair que les macaques sont sensibles aux interactions qu'ils ont avec leurs congénères. A l'inverse, il est moins sûr qu'ils se représentent les liens affectifs qu'ils établissent avec leurs congénères. Il est plus parcimonieux de concevoir les relations comme les conséquences des interactions passées, l'approche d'autrui réactivant automatiquement les associations émotionnelles issues des interactions passées et influençant les interactions futures. Néanmoins, les macaques se sont montrés à plusieurs reprises capable de catégoriser et de juger les relations existants entre leurs congénères (Cheney et al 1986; Cheney and Seyfarth 1990; Bovet and Washburn 2003; Brumm et al 2004; Paxton et al 2010). Bien que la suggérant, cette capacité n'est pas une preuve en soit que les animaux conçoivent les relations qu'ils ont avec les autres. Cela serait cohérent avec le paradoxe issu de la reconnaissance de l'identité d'autrui mais de l'absence de reconnaissance de sa propre identité chez le macaque (Gallup

et al 1980; Macellini et al 2010; Anderson and Gallup 2011). Quoi qu'il en soit, la définition des relations sociales par la nature des interactions que les animaux entretiennent entre eux, permet la description d'un réseau d'interaction plus ou moins stable dans le temps.

### **A.7. Réseaux d'interactions sociales**

Après les interactions et les relations sociales, l'échelle du réseau est la dernière utilisée pour définir la structure d'un groupe social (Hinde 1976b; Hinde 1976a). L'évaluation des occurrences d'agressions, d'épouillage social et de la proximité spatiale entre les individus d'un groupe permet de créer des réseaux d'interactions sociales. Ceux d'une colonie de macaque rhésus située sur l'île Cayo Santiago sont présentés en Figure 7 (Brent et al 2013). On remarque différents profils dans ces réseaux d'interaction, particulièrement pour les interactions affiliatives où les individus dominants tendent à se situer au centre alors que les dominés resteraient à la marge de ce réseau. Le statut hiérarchique influence donc largement la place des animaux dans leur société. Il existe aussi cependant une diversité des tempéraments sociaux se traduisant par plus ou moins d'intérêt ou d'aptitude pour l'interaction sociale. Ces aspects semblent être influencés par des facteurs génétiques (Brent et al 2013) mais aussi clairement acquis car liés à l'environnement dans lequel le jeune macaque s'est développé (de Waal and Johanowicz 1993; Winslow et al 2003; Winslow 2005; Nelson et al 2009)

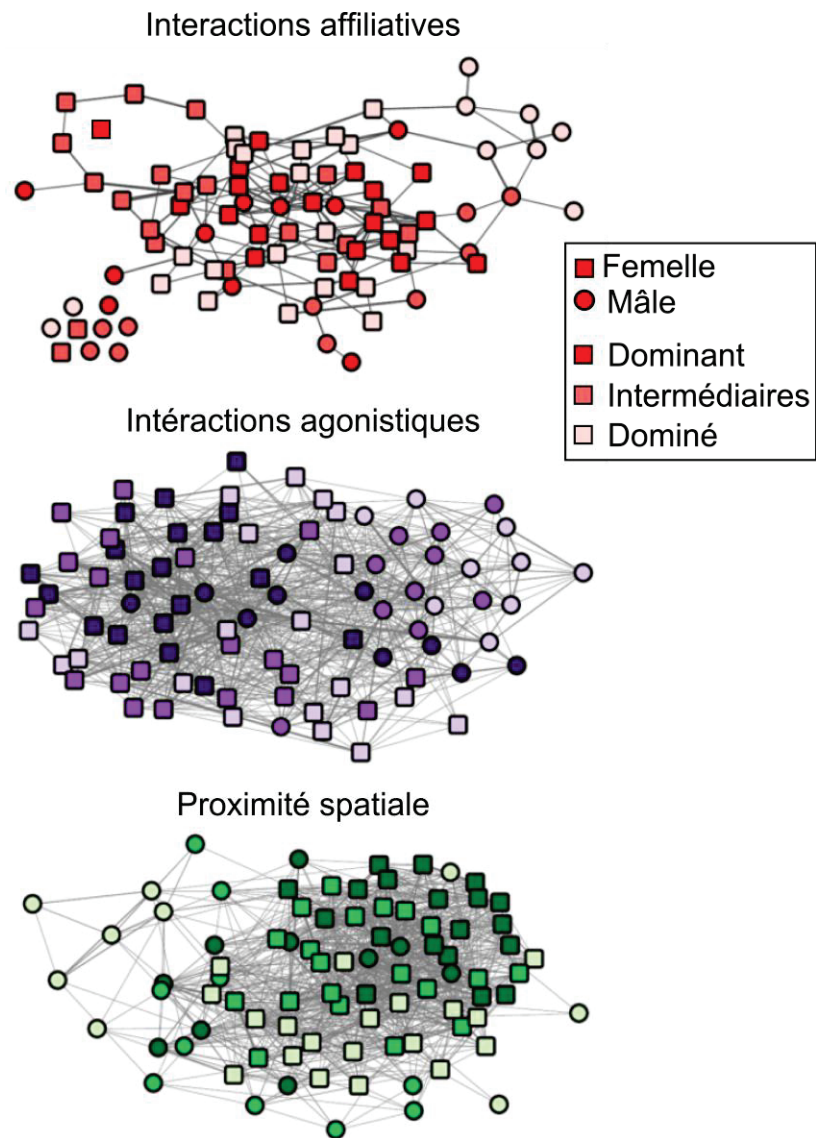
### **A.8. Raisons évolutives d'une cognition sociale**

Comme exposé précédemment, chaque individu trouve un intérêt égoïste à demeurer au sein du groupe social, mais cet intérêt n'est pas le même pour tous les individus composant le groupe (Hamilton 1971; Silk 2007; McFarland and Majolo

2013). En effet, les avantages sélectifs liés à un haut statut social ne s'expriment qu'au sein du groupe d'individu reconnaissant le dominant comme tel. À l'inverse, pour les individus de bas statut social, une grégarité trop importante augmente la probabilité de présence d'individus dominants qui limiterait l'accès aux ressources alimentaires. Cela expliquerait pourquoi ces individus de bas rang sociaux sont plus enclins à s'isoler temporairement du groupe pour se rassasier (Otani et al 2014a). Dans des groupes sociaux hiérarchisés comme ceux des macaques, il existe donc pour chaque individu des avantages relatifs et contextuels à demeurer ou à s'isoler du groupe social.

En outre, comme nous l'avons mentionné, lors d'affrontements, les macaques peuvent décider de se soutenir mutuellement. Pour inscrire ces comportements dans une stratégie évolutivement stable, les principes de la théorie du jeu appliqués aux comportements d'altruismes prédisent l'existence d'un système de punition désavantageant les profiteurs (Smith and Price 1973; Axelrod and Hamilton 1981; Dawkins 2003). Néanmoins, les facultés cognitives nécessaires à l'élaboration de tel comportement ne semblent pas triviales. Être sensible aux émotions ou aux besoins des autres est une condition *sine qua non* à l'expression de ces comportements pro-sociaux. C'est donc au niveau de cette sensibilité, cette potentielle empathie, qu'on pourrait théoriquement trouver le premier niveau de régulation permettant de se prémunir contre les profiteurs ou les individus d'autres groupes (Batson 2010; Yamamoto and Takimoto 2012).

Chez les macaques, les rencontres intergroupes sont souvent associées à des conflits pouvant obliger une colonie à abandonner l'exploitation d'une ressource alimentaire (Zhao 1997). Une bonne cohésion de la troupe pourrait participer à la domination d'un groupe social sur un autre. De plus, des instabilités sociales telles que des changements de mâle alpha induisent une augmentation de mortalité des membres de la troupe, en particulier chez les juvéniles (Kerhoas et al 2014). La



**Fig. 7.** Exemple de réseaux d'interaction sociale modifié à partir de Brent et al. 2013

cohésion sociale est aussi activement maintenue lors des comportements de recherche de nourriture, et cela au détriment de l'efficacité (Kazahari 2014). Des facultés de cognition sociale dédiées pourraient permettre d'améliorer la justesse dans la lecture des émotions ou des intentions d'autrui ce qui pourrait permettre d'éviter les conséquences délétères de stériles agressions sur la cohésion de la troupe.

Au long de cette première partie de l'introduction, nous avons exposé, principalement à l'aide d'observations éthologiques, les dynamiques sociales existantes au sein et entre les groupes de macaque. Nous allons maintenant nous atteler à décrire les connaissances relatives aux processus internes impliqués dans la production des comportements sociaux, en d'autres termes, à la psychologie sociale des macaques.

## **B. La psychologie sociale des macaques**

### **B.1. Évidences et nécessités d'un esprit animal**

À l'opposé des comportements, les processus centraux, constituant les objets d'études de la psychologie animale et induisant des réactions externes, sont par essence imperceptibles. Chez l'homme la psychologie repose en grande partie sur la verbalisation des états internes du sujet lui-même, une méthode naturellement inapplicable en absence de langage articulé. Néanmoins, il existe plusieurs façons d'argumenter en faveur de l'existence chez certain animaux de processus internes tels que les émotions. Une hypothèse devenant théorie lorsqu'elle peut être soutenue par des faits quantifiables, le premier argument en faveur de l'existence d'états mentaux chez l'animal consiste en la mesure des manifestations externes des processus internes. Par exemple la manifestation d'une surprise, qui peut traduire un écart entre les prédictions faites par l'animal et l'observation de la réalité (Martcorena et al 2011). L'activité de neurones miroirs spécifique aux intentions d'autrui (Fabbri-Destro and Rizzolatti 2008) peut aussi constituer une preuve de représentation d'ordre sociale. Notons que les intentions sont ici définies en tant que médiateur entre le désir et l'action (Chadwick-Jones 2000)

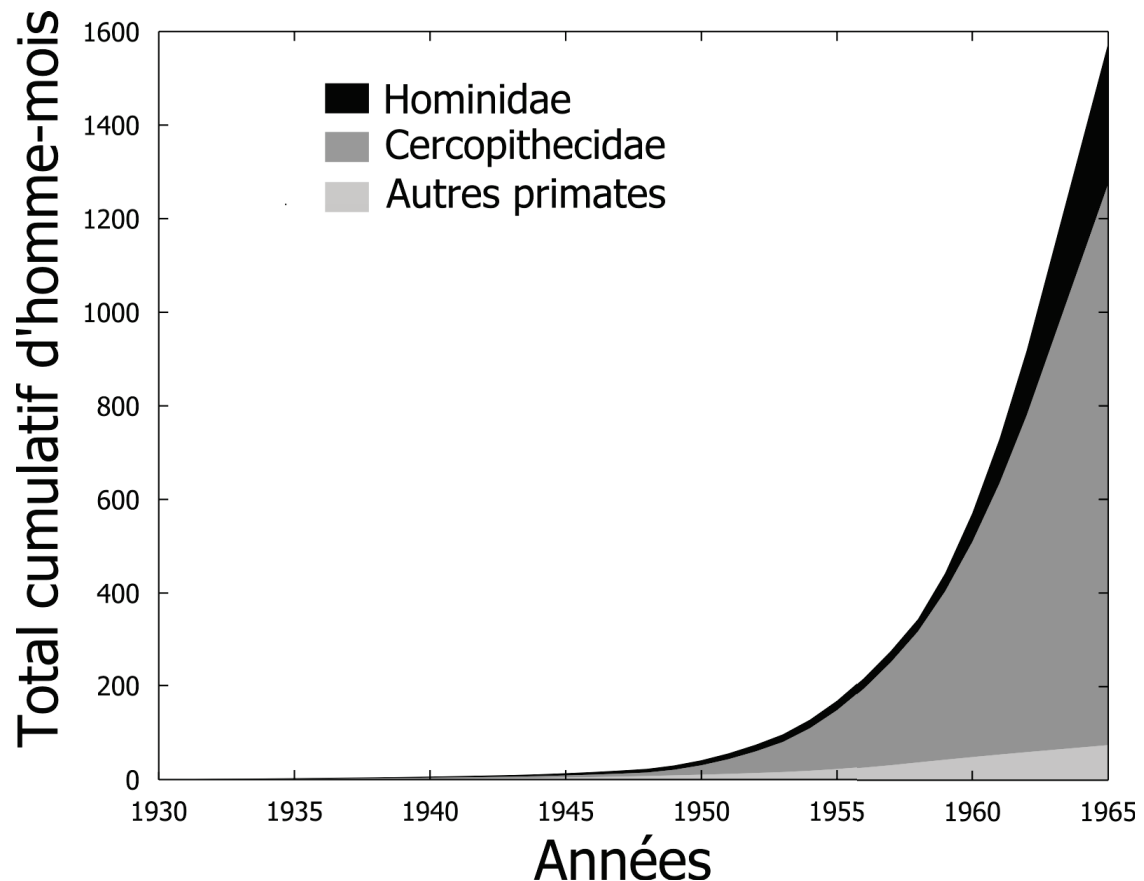
Le second argument consiste en l'étude de comportements complexes nécessitant l'utilisation de concept ou de représentation mentale, par exemple, le mouvement imaginaire d'une forme, l'établissement d'une carte mentale ou encore les comportements de tromperie (Hauser 1992; Ducoing and Thierry 2003; Vauclair and Kreutzer 2004; Amici et al 2009).

Le dernier argument est d'ordre évolutif (Allen and Bekoff 1997). Compte tenu des liens de parenté de l'Homme avec le reste du monde vivant, est-il vraiment parcimonieux de considérer que l'Homme seul est capable d'avoir des états mentaux ? Pourquoi et comment les processus de sélection naturelle auraient façonné en quelques dizaines de millions d'années, à partir d'un ancêtre commun supposé dépourvu d'esprit, les émotions, les intentions, l'imagination, l'intellect ou

encore le jugement ? À ce sujet, Il est commun de rappeler l'avis de Darwin qui fut effectivement le premier à considérer que la différence entre l'Homme et le reste du monde animal serait de l'ordre de degrés et non de nature (Darwin et al 1872), mais d'autres scientifiques tendent à tempérer ces propos en suggérant une discontinuité entre l'esprit humain et animal du, entre autres, à la capacité de concevoir un langage articulé (Penn et al 2008).

## **B.2. Épistémologie des sciences du comportement animal.**

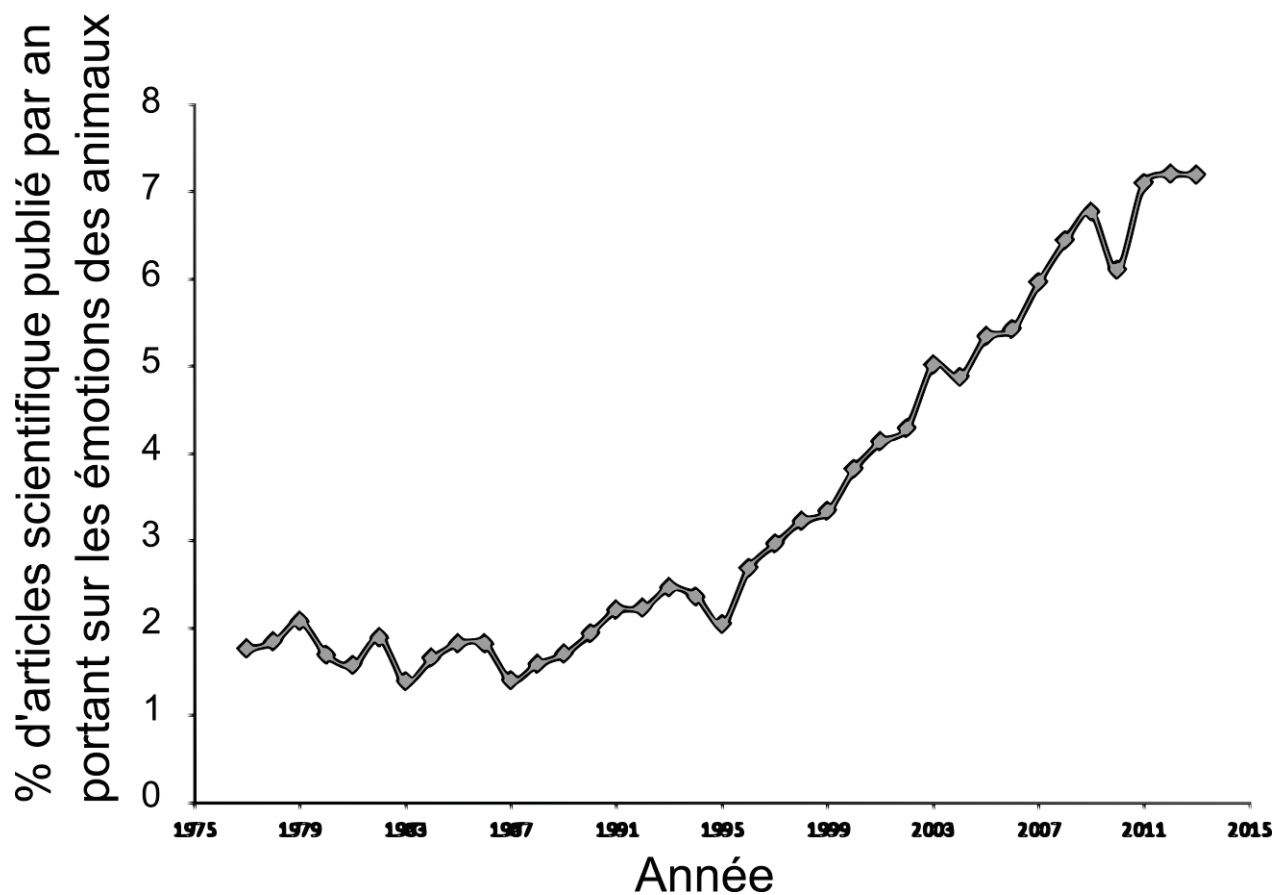
Pour comprendre les obstacles à l'acceptation de la présence d'états mentaux chez l'animal, il est intéressant de parcourir l'histoire des conceptions de l'animal et de son comportement par les scientifiques. Pendant longtemps, l'Homme a expliqué le comportement des animaux par une approche animiste, il leur vouait des cultes, exprimant souvent une reconnaissance voire une fascination. Bien après celle d'Aristote (-350), la philosophie cartésienne (1640) a proposé une explication mécanistique des comportements des animaux, fonctionnant tels des automates, en opposition à l'Homme, lui, doté de volonté et de raison. Les travaux de Galvani (1760) montrant l'excitabilité des muscles de grenouilles ou ceux de Pavlov (1850) sur le conditionnement opérant des comportements du chien ont plutôt conforté les scientifiques dans cette vision. Néanmoins, la théorisation des principes d'évolution des espèces biologiques par Darwin (1860) a suggéré, comme nous l'avons mentionné, une continuité entre l'Homme et les animaux impliquant donc des différences de degrés et non de nature dans leurs fonctionnements respectifs. Au début du XX<sup>e</sup> siècle, la psychologie propose de nouvelles méthodes d'étude de l'esprit humain, qu'il est alors tentant d'adopter pour étudier l'esprit animal. En résulte alors une approche mentaliste postulant la présence d'une psyché chez les animaux. Un peu plus tard et probablement en réaction, une autre vision émergea, elle appliquait rigoureusement le principe de parcimonie proposant une explication causale des comportements des animaux basée sur divers mécanismes de



**Fig. 8.** Totale cumulative d'homme-mois passé à étudier les primates dans leurs environnements naturels. D'après Altmann and American Association for the Advancement of Science, 1967.

conditionnement opérant et réfutant la présence d'états internes jugés superflus. S'en suit une vive opposition entre le dogme de la psychologie animale et celui du béhaviorisme, et cela pendant plusieurs décennies. La recherche de contre-exemple aux principes fondamentaux du béhaviorisme (e.g, l'unique apprentissage par essai erreur) a probablement participé à l'essor des études cherchant à caractériser l'intelligence des primates. En laboratoire les travaux de Yerkes (1925) et ceux de Kohler (1925) mettent d'ailleurs en évidence des phénomènes d'*insight* chez le chimpanzé. L'*insight* est la capacité à réussir à résoudre un problème en un seul essai (e.g, atteindre une banane en empilant des caisses de différentes tailles), donc sans passer par un apprentissage par essai erreur. Ces résultats ont donc montré l'existence de facultés de réflexion chez le grand singe.





**Fig. 9.** *Pourcentage d'articles scientifique portant sur les émotions chez les animaux divisés par le nombre d'article portant sur les animaux. Publications par année. (Source des données brutes : [www.pubmed.com](http://www.pubmed.com))*

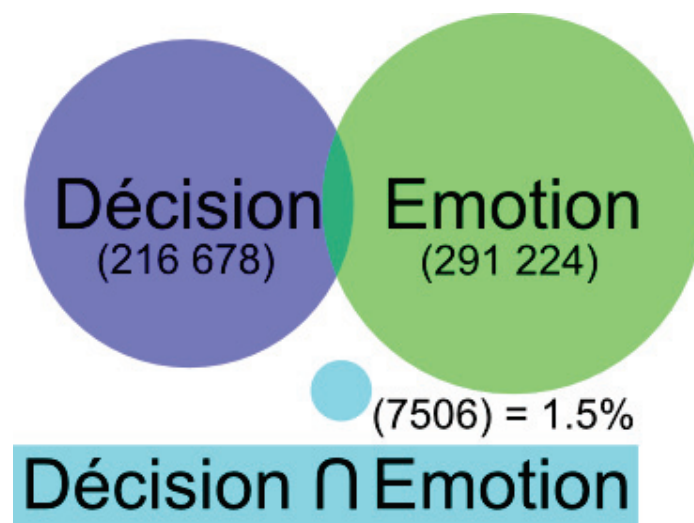
Les scientifiques s'intéressent donc de plus en plus aux primates non-humains. En 1938, Carpenter, pour des raisons essentiellement pratiques, décide d'importer des centaines de macaque d'Inde et créer ainsi un laboratoire à ciel ouvert sur l'île de Cayo Santiago (Southwick 1989). Parallèlement les primates investissent massivement les laboratoires, principalement à des fins de recherche biomédicale, le macaque rhésus a d'ailleurs donné son nom au facteur responsable de la détermination du groupe sanguin chez l'homme. En parallèle, le XX<sup>e</sup> siècle voit aussi une réelle explosion des connaissances en biologie qui proposent maintenant une représentation de plus en plus fine des briques élémentaires du vivant (ADN, ARN,

protéines...), de leur rôle dans l'hérédité, le développement et la physiologie des organismes.

Les comportements des animaux sont dorénavant envisagés en relation à des mécanismes biologiques ou neuronaux, ce qui participe à l'avènement des neurosciences qui intègrent les mécanismes psychologiques et biologiques dans le but de comprendre et soigner le système central. De plus l'essor de la micro-informatique et de l'intelligence artificielle, notamment l'apport de Turing (1950), mène certain à concevoir le cerveau en tant qu'entités calculatrices organisées en de multiples réseaux, une vision inspirant la révolution cognitiviste. Dans le même temps, Lorenz, Tinbergen et von Frisch posent les bases de l'éthologie moderne et permettent une étude plus rigoureuse des comportements des animaux dans leur milieu naturel. Cette décennie représente aussi l'essor de la primatologie (Figure 8) récoltant d'innombrables informations sur les comportements des primates dans leurs environnements naturels. Les nombreux exemples d'altruisme présent dans la nature mènent des chercheurs comme Hamilton (1964) à s'intéresser à l'émergence de comportements altruistes et proposent le principe de sélection de parentèle, réconciliant l'altruisme et la sélection naturelle.

À la fin des années soixante-dix, le comportement des animaux était donc majoritairement envisagé comme résultant d'un calcul précis, effectué par une machine biologique, les deux ayant été préalablement sélectionnés au fil des générations afin de maximiser le passage de ses gènes à sa descendance.

Néanmoins la dimension émotionnelle du comportement animal a jusqu'ici été largement ignorée. L'acceptation de la présence d'états internes chez l'animal motive la publication d'articles scientifiques discutant des facultés émotionnelles des animaux (Figure 9). L'intérêt pour leurs bases biologiques engendrera plus tard les neurosciences affectives. En 1978, Premack et Woodruff vont encore plus loin et définissent le concept de « théorie de l'esprit », c'est-à-dire la capacité d'inférer les



**Fig. 10.** Illustration de la sous-représentation des études scientifique intégrant les émotions dans les processus décisionnels. (Source des données brutes : [www.pubmed.com](http://www.pubmed.com))

croyances, les désirs, les intentions d'autrui. La mesure d'états internes chez les animaux ne pouvant se faire que par le biais de manifestations physiologiques externes, il a été jusqu'ici très délicat de pouvoir répondre à de telles problématiques. À la fin du XX<sup>e</sup> et au début du XXI<sup>e</sup> siècle les études s'intéressant au comportement Humain ont été influencées par les nouvelles techniques d'imagerie cérébrale (notamment l'IRMf) donnant accès de manière non-invasive à la composition et aux niveaux d'oxygénation de chaque structure cérébrale, suggérant ainsi leurs sollicitations à un instant donné. Parallèlement, le génie biologie remanie le vivant et permet d'étudier en détail les bases biologiques des comportements des animaux. L'utilisation de telles techniques de recherche pour explorer des problématiques proches de la psychologie sociale engendre la création des neurosciences sociales.

En conclusion, les différentes écoles d'étude du comportement animal consentent maintenant à la présence d'états mentaux chez les animaux. Néanmoins leur implication dans des mécanismes cognitifs comme la prise de décision est à ce jour

sous-représentée. Par exemple, le recouvrement des papiers scientifiques portant à la fois sur les émotions et la prise de décision représente moins de 2 % de l'ensemble des publications portant sur ces sujets (Figure 10). Quoi qu'il en soit, les neurosciences, la cognition et la psychologie sociale sont trois domaines de recherche distincts de par leur épistémologie mais s'influençant mutuellement car leurs buts convergent vers la compréhension ultime (fonctions et raisons évolutives) et proximale (causes et mécanismes immédiats) des comportements sociaux. Lorsque l'animal est l'objet de leur curiosité, ces trois sciences dépendent d'études éthologiques afin d'interpréter de manière pertinente les comportements de leur modèle animal.

Après cette parenthèse épistémologique, nous allons maintenant décrire les différents processus mentaux impliqués au sens large dans la production de comportements sociaux.

### **B.3. États mentaux et comportement sociaux**

Compte tenu de la richesse des interactions existantes au sein d'une troupe de macaques, il est tentant d'anthropomorphiser ces animaux déjà très anthropomorphes, de leur porter des intentions, des émotions, de spéculer en ayant comme seule mesure nos propres ressentis. Les conclusions tirées de telles analyses ne sont pas nécessairement fausses, mais il serait périlleux d'établir une théorie scientifique se basant uniquement sur ce genre d'observation. Alors, comment prouver que les macaques ont un modèle mental de leurs congénères, que tout ne se résume pas à une suite d'apprentissage opérant par essai erreur ? Quelles sont les variables prises en compte par cet éventuel modèle ? Les macaques attribuent-ils des perceptions, des intentions ou des émotions à leurs congénères ? Concernant cette dernière question, en se tenant à ce qui a été expérimentalement testé, nous pouvons voir que lors de tâches de compétition pour

l'accès aux ressources les macaques adaptent leurs comportements en fonction de ce que leurs congénères peuvent voir ou entendre (Flombaum and Santos 2005; Santos et al 2006; Overduin-de Vries et al 2013). De plus, d'autres expériences de psychologie cognitive ont démontré que les macaques attribuent des connaissances et des intentions à leurs congénères, mais ils ne semblent pas capables de leur attribuer des croyances (Rizzolatti and Sinigaglia 2008; Martcorena et al 2011; Martin and Santos 2014). En ce qui concerne les émotions, des expériences pionnières ont montré une sensibilité et une aversion à l'observation d'émotion négative d'un congénère, suggérant pour la première fois la présence d'empathie émotionnelle chez ces animaux (Masserman et al 1964; Miller et al 1966; E.Miller 1967). Les comportements précédemment cités semblent nécessiter une intégration complexe des informations perceptuelles relatives aux congénères et donc une cognition sociale. En effet, l'approche cognitiviste en psychologie postule que les informations perceptuelles sont intégrées par le système nerveux central donnant naissance à des représentations qui deviennent des objets d'études. Ce processus de modélisation du réel permet d'émettre des prédictions servant de base à la prise de décision. En d'autres termes simuler une variation dans le modèle qu'on se fait de son environnement permet de prédire les conséquences de ses actes. On note qu'à l'opposé, les comportements conditionnés ne sont pas considérés comme étant issus de tels processus cognitifs.

Estimer la résistance d'une branche d'arbre, la trajectoire de chute d'une pierre, la course d'un prédateur, sont autant de situations où la notion de modèle prédictif semble indispensable à la prise de décision. De plus, prédire la réaction d'un congénère semble plus difficile car plus stochastique que les réactions d'une matière inerte, sans mouvement ni volonté (Vauclair and Kreutzer 2004). Ainsi, bien que les comportements sociaux résultent en partie d'un apprentissage, il semble peu probable que de simples mécanismes de type « stimulus/réponse conditionnée »

puissent expliquer à eux seuls tous les comportements sociaux observés chez les primates.

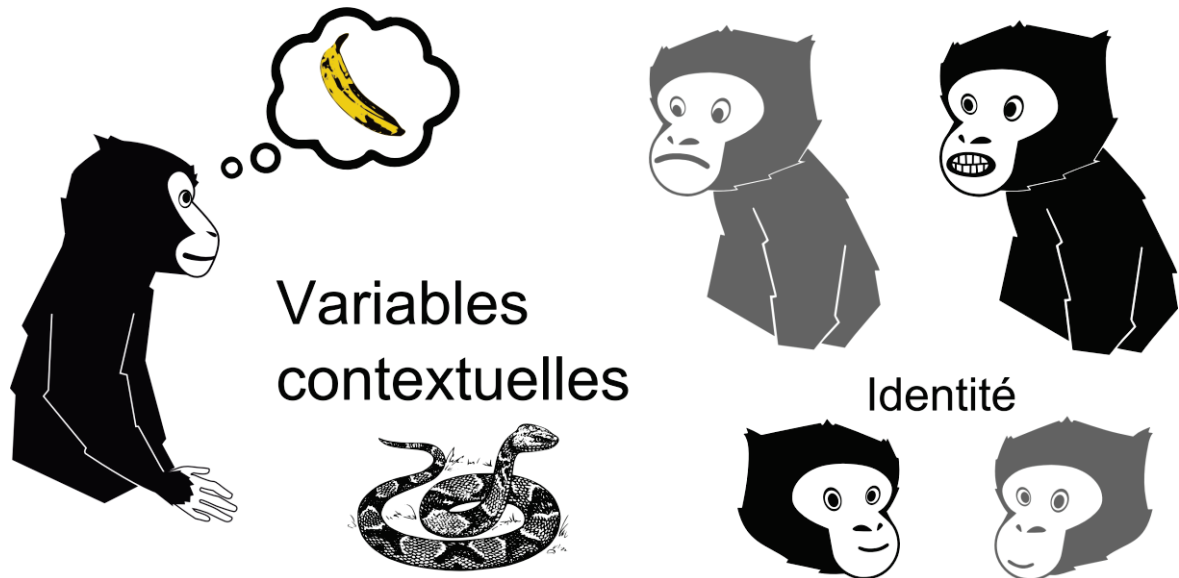
### **B.4. Décisions sociales**

Les macaques sont quotidiennement submergés par des dilemmes d'ordre social. Faut-il répondre à la demande d'épouillage d'un dominant ? Attraper cet aliment compte tenu de l'attention qu'autrui me porte ? Soutenir cet individu de bas rang lors d'un conflit ? Par conséquent, une partie importante de leurs ressources attentionnelles est portée sur l'observation des congénères (Emery 2000) suggérant un investissement cognitif non-négligeable. Toutes ces informations sont intégrées et peuvent être prises en compte dans un cadre de décision sociale incluant des variables internes tels que l'état physiologique de l'animal ou externes telles que la présence d'autres congénères, de ressources ou de prédateurs (Figure 11). Il n'existe donc pas de préférences absolues, chaque choix est dépendant du contexte. Il est généralement admis que les animaux prennent des décisions sur une base rationnelle. Néanmoins la définition de ce qui est rationnel n'est pas la même selon les domaines de recherches considérés. En effet, en économie et en psychologie le choix rationnel est celui qui va maximiser l'utilité escomptée, en biologie, le choix rationnel est celui qui maximisera la valeur sélective de l'individu et enfin en philosophie le choix rationnel est cohérent avec l'ego du décideur. Compte tenu des variabilités interindividuelles observées chez les primates, de leurs tempéraments, de leurs personnalités (Weiss et al 2011; Sussman et al 2013), la définition de la rationalité par la philosophie pourrait être celle s'adaptant le plus à nos observations.

Considérer que les macaques prennent des décisions en fonction de leur affect pourrait signifier que leur système nerveux central serait capable de produire des émotions en prédiction des conséquences de leurs actes. En vue des avantages

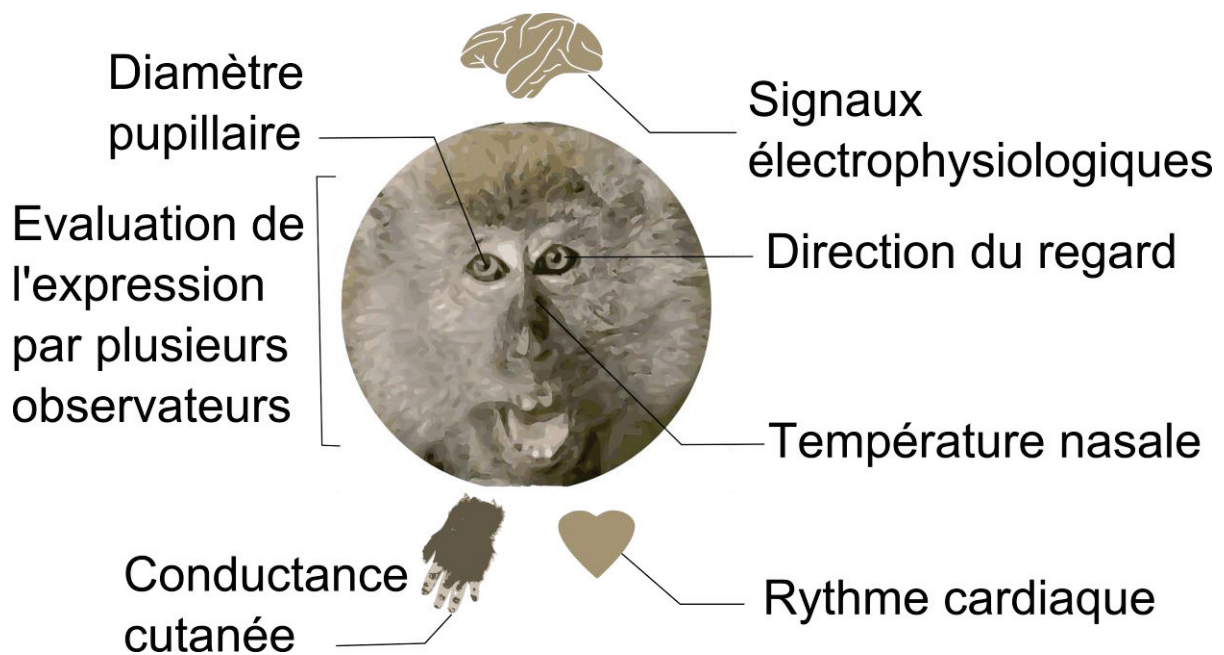
## Variables physiologiques

## Variables sociales



**Fig. 11.** Schématisation d'un cadre de décision sociale chez le primate

évolutifs qu'apporte un tel système, il peut être pertinent de supposer son existence chez la majorité des espèces animales formant des groupes sociaux avec des individus non-apparentés. Cependant, le degré de précision ou de complexité de ce système prédictif devrait être logiquement adapté à son utilisation, justifiant le coût biologique lié à son développement et son maintien. Chez les primates, les décisions sociales sont cruciales pour la survie de l'individu car essentielles à son acceptation au sein du groupe social. Bien que séduisante, l'idée que les émotions des primates leur permettent de prendre des décisions sociales n'est à ce jour qu'une hypothèse car, à notre connaissance, aucune étude n'a mesuré des corrélats comportementaux des émotions lors d'une prise de décision sociale chez le primate non-humain. Mais comment objectiver les expériences émotionnelles chez le macaque ?



**Fig. 12.** Différentes méthodes de mesure des émotions chez le macaque.

### **B.5. Mesures des émotions chez le macaque**

Comme nous l'avons noté, l'expérience émotionnelle étant par nature intime, il est difficile de la mesurer de manière expérimentale. Il existe toutefois différentes méthodes pour objectiver la mesure des émotions chez le macaque (Figure 12). Certaines mesures évaluent le niveau d'activation du système nerveux sympathique et para-sympathique à travers ses effets périphériques. Les variations de rythme cardiaque peuvent maintenant être mesurées par télémetrie et se sont avérées instructives concernant les états émotionnels des animaux (Rasmussen and Suomi 1989; Aureli et al 1999).

La conductance cutanée peut aussi être utilisée (Laine et al 2009), néanmoins cette méthode est sujette à des artefacts et nécessite l'immobilisation d'un membre de l'animal.

La température nasale a aussi été montrée comme reflétant les états négatifs chez le macaque (Nakayama et al 2005; Kuraoka and Nakamura 2011). À l'heure actuelle,



elle nécessite aussi l'immobilisation de la tête de l'animal et l'utilisation d'un dispositif coûteux (caméra thermique). À noter également que les variations sont lentes et ne peuvent être mesurées qu'après une dizaine de secondes. De plus, l'utilisation de cette technique chez le nouveau-né humain a montré que les émotions à valence négative et positive modulent similairement cette température, ce qui pose des difficultés d'interprétation (Nakanishi and Imai-Matsumura 2008).

Enregistrer directement les signaux électrophysiologiques au sein des structures nerveuses du système limbique permet aussi d'affiner notre compréhension des émotions animales (Gothard et al 2006; Laine et al 2009). Mais des études supplémentaires corrélant ces activités neuronales à d'autres mesures complémentaires semblent nécessaires pour interpréter de manière fiable ces signaux particulièrement riches.

Une autre méthode, plus rudimentaire, consiste à évaluer manuellement les mimiques faciales, un processus fiable si il est réalisé par plusieurs observateurs et donc très coûteux en temps. De plus, l'occurrence de tels comportements sociaux est souvent rare dans un contexte expérimental. Cicéron a écrit « si le visage est le miroir de l'âme, les yeux en sont les interprètes », et il est vrai qu'une multitude d'informations peuvent être tirées des mesures du comportement oculaire (Holmqvist 2011). La direction, le temps de regard (Martcorena et al 2011) ou encore la taille de la pupille (Hampson et al 2010) sont autant de moyens d'accéder aux états internes des animaux. Chez les primates, la décision d'où porter son attention est cruciale tant un simple mouvement oculaire peut constituer un signal socialement saillant et donc potentiellement riche en conséquences (Emery 2000). Ainsi, parmi toutes ces méthodes de mesures, nos études ont tiré parti des analyses oculométriques pour inférer les états internes des macaques.

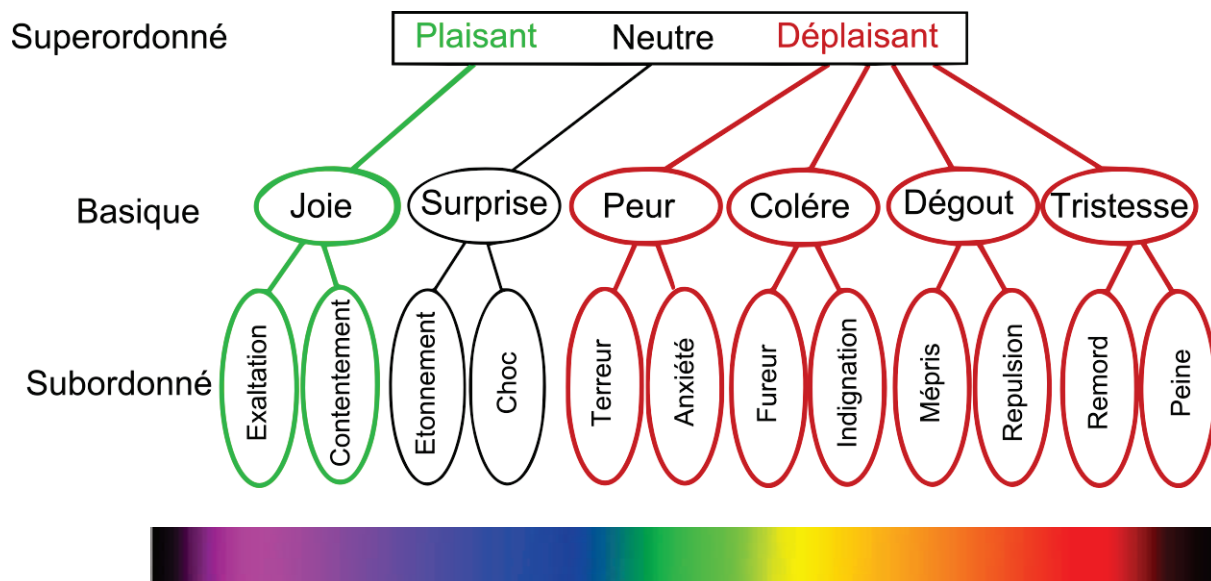
Après cette brève revue méthodologique, nous allons définir les concepts de cognition sociale et d'émotions en vue de proposer leurs potentielles interactions dans les phénomènes de décision sociale.

### **B.6. Implication des émotions dans la cognition sociale**

La cognition sociale renvoie à l'ensemble des compétences et expériences qui régissent les relations entre les comportements et l'environnement social. Elle suppose une analyse distincte des situations et implique la capacité à prendre des décisions rationnelles. Il ne peut exister de cognition sociale en l'absence de conscience d'autrui, de sensibilité aux émotions d'autrui ou d'hypothèses prédictives sur les perceptions et les intentions d'autrui. Un comportement social dynamique et approprié nécessite un fonctionnement adéquat des capacités de reconnaissance et de prise en compte des émotions des autres, probablement au travers de ses propres émotions. Toutefois, le niveau de complexité du traitement de l'information sociale étant proportionnel aux besoins de l'action envisagée, certains comportements sociaux nécessitent plus d'expertise que d'autres.

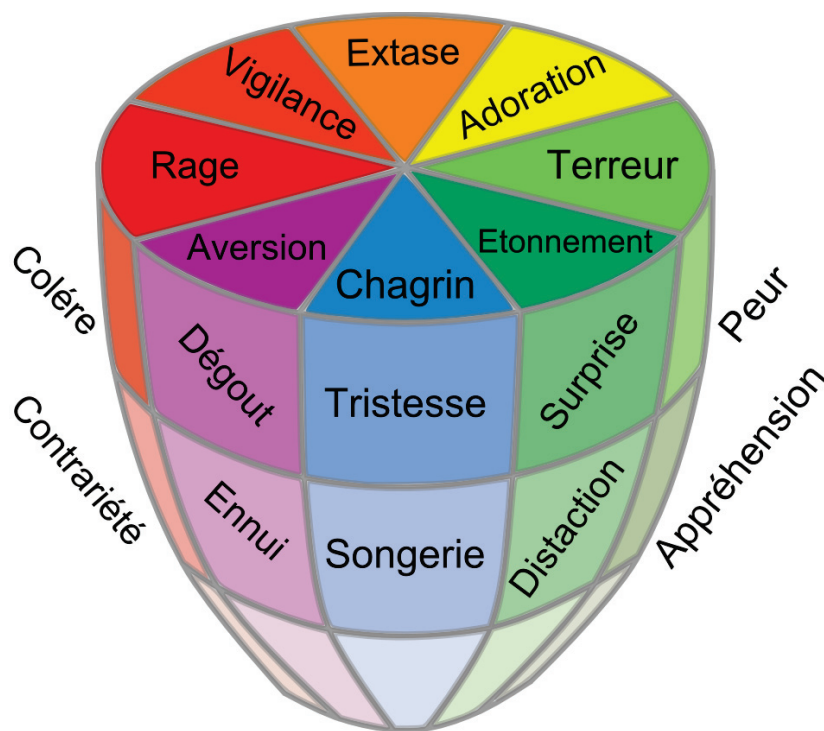
#### ***B.6.1. Définitions et catégorisations des émotions***

L'idée de considérer la faculté à ressentir des émotions comme étant ancestrale a déjà été évoquée dans les travaux de Darwin concernant l'évolution des espèces vivantes et plus spécifiquement dans un ouvrage traitant de l'origine des émotions (Darwin et al 1859; Darwin et al 1872). Actuellement, des domaines de recherches comme les neurosciences affectives ou l'éthologie cognitive présupposent déjà pleinement la présence d'émotion chez les animaux (Allen and Bekoff 1997; Panksepp 2010; Panksepp and Panksepp 2013). Les émotions sont un concept ne bénéficiant pas d'un consensus quant à leur définition. On pourrait



**Fig. 13.** Catégorisation de différentes émotions d'après (Lewis et al., 2008). On note qu'une analogie avec les catégorisations des couleurs au long d'un continuum physique de longueur d'onde permet de relativiser les frontières sémantiques des différentes émotions.

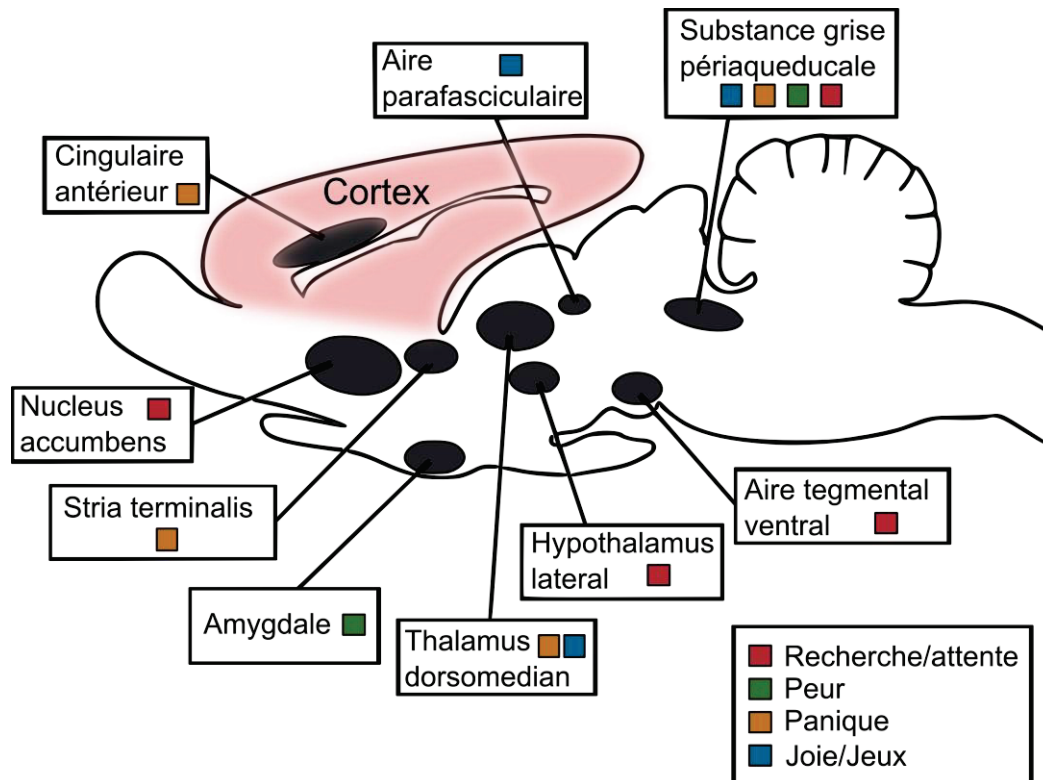
appeler émotions de manière générale un état psycho- physiologique associé à une expérience plaisante ou déplaisante, déclenché par des stimuli externes et/ou internes. Cette expérience étant totalement subjective, la nature même des émotions rend leur définition et leur description délicate. Une analogie avec la catégorisation des couleurs peut sembler pertinente : bien que la nature physique des couleurs soit issue d'un continuum de longueurs d'ondes, nos aptitudes biologiques permettent de percevoir distinctement différentes couleurs et nos capacités sémantiques permettent de les nommer (Figure 13). La finesse de cette catégorisation s'adapte aux besoins, il est par exemple utile dans certain contexte de séparer les couleurs froides des couleurs chaudes, d'autres contextes nécessitent une distinction entre le jaune foncé et l'orange clair. De la même manière, le corps perçoit différentes émotions et nos capacités sémantiques nous permettent de les nommer. Une distinction des émotions en expériences plaisantes, neutres ou déplaisantes définie



**Fig. 14.** Catégorisation de différentes émotions d'après le modèle de la roue de Plutchik

un niveau super-ordonné de catégorisation des émotions, c'est ce niveau de description qui sera principalement considéré pour la suite de nos études. Néanmoins, des efforts ont été faits pour définir d'autres nuances dans la catégorisation des émotions comme par exemple la roue des émotions de Plutchik (Figure 14) qui hiérarchise les émotions selon un autre modèle (Plutchik 1991). Cette classification semble intégrer des états cognitifs élaborés. Il pourrait être intéressant de tenter un parallèle avec le monde affectif des animaux, en d'autres termes est-ce qu'une compétence cognitive accrue pourrait faire émerger de nouvelles émotions ? Si oui, lesquelles et comment ?

Un autre défi réside dans l'établissement de lien entre ces distinctions sémantiques et leurs bases biologiques. La Figure 15 présente un essai d'une telle distinction chez le rat (Lewis et al 2008). Des descriptions analogues ont aussi été



**Fig. 15.** Proposition des zones cérébrales impliquées dans la génération et le traitement des différentes émotions chez le rat, d'après Lewis et al., 2008.

proposées chez le macaque par le biais de micro-stimulation intracérébrale et chez l'Homme par des études d'IRMf (Phan et al 2002; Caruana et al 2011).

Inversement, d'autres théories des émotions essaient de se détacher de ses bases biologiques et conceptualisent les causes de l'émotion selon différentes dimensions (Sander and Scherer 2009). Par exemple, les théories de Weiner en distinguent trois : si la cause est interne ou externe, si la cause est stable et si la cause est contrôlable (Weiner 1985), les combinaisons de ses trois dimensions permettraient de décrire divers états affectifs et motivationnels. Appliqué au monde social des primates l'approche d'un individu est une cause externe dont le niveau de stabilité dépend de son état émotionnel et le niveau de contrôlabilité de son statut hiérarchique relatif.

Les théories de l'évaluation cognitive suggèrent en revanche que les émotions ne seraient ressenties qu'après une analyse inconsciente des stimuli, principalement

en fonction de sa pertinence vis-à-vis des buts de l'animal (Brosch and Sander 2014). Un des avantages de cette approche est qu'elle intègre entièrement la grande variabilité d'émotions ressentie par différents individus face à un même stimulus. D'autres approches neuro-économiques se centrent sur les états induits par la présentation directe d'un renforceur (e.g, une récompense ou une punition). En considérant les émotions induites par la fin de la présentation du renforceur ou l'absence de sa présentation, cette théorie permet de prendre en compte une dimension des émotions qui réside dans leur fonction d'appréhender le monde extérieur.

En effet, d'un point de vue fonctionnel, une émotion engendre le plus souvent un comportement de lutte, de fuite, de consommation, d'inhibition ou de gratification. Ressentir des émotions pourrait permettre d'associer une valence au monde physique et d'apprendre de ses expériences, certaines devenant plus saillantes que d'autres. Les émotions pourraient permettre de juger du niveau de prédictibilité de la situation future en associant un caractère nouveau ou au contraire familier au contexte. Remarquons que chez l'Homme, les interactions sociales font partie des comportements ayant potentiellement un fort contenu émotionnel. C'est aussi le cas chez les macaques, comme le confirment des variations physiologiques relatives à l'activation du système limbique lors d'interactions sociales (Aureli et al 1999; Gothard et al 2006). De plus, la nature communicative des émotions pourrait être un moyen de partager ses états internes avec ses congénères. Mais faut-il encore qu'ils soient sensibles à ces manifestations.

### ***B.6.2. Sensibilité aux émotions d'autrui.***

Chez les primates les émotions sont reconnues sur la base de la lecture des manifestations du corps des autres. Néanmoins cette lecture est extrêmement dépendante du contexte. Dans la Figure 16A on peut voir un visage exprimant une



**Fig. 16.** *Exemple de l'influence du contexte sur l'interprétation des émotions. D'après Lewis et al 2008.*

émotion apparemment déplaisante, relative à une fureur ou une grande douleur, alors que dans la Figure 16B, ce même visage est remis dans son contexte, c'est-à-dire en présence d'une raquette, d'un terrain de tennis en arrière-plan, d'habits sportifs et surtout en relation avec la posture du corps du protagoniste et suggère maintenant une joie, probablement en réponse à un succès lors d'une compétition sportive, donc une émotion certainement plaisante. Notons que la précédente interprétation, bien que très parcimonieuse, demeure incertaine. Une autre manière de la confirmer serait de demander directement à cet homme ce qu'il a ressenti à ce moment précis. Cette méthode est toutefois elle aussi dépendante des transformations conscientes ou non du souvenir du moment, dû entre autres à l'imprécision de ses capacités d'introspection.

### **B.6.3. Le cas de l'empathie chez l'animal**

Même en ne se tenant qu'à la communication non-verbale, quand nous portons notre attention sur un de nos congénères, nous pouvons inférer par l'observation de son comportement, ses expressions, ses possessions matérielles ou

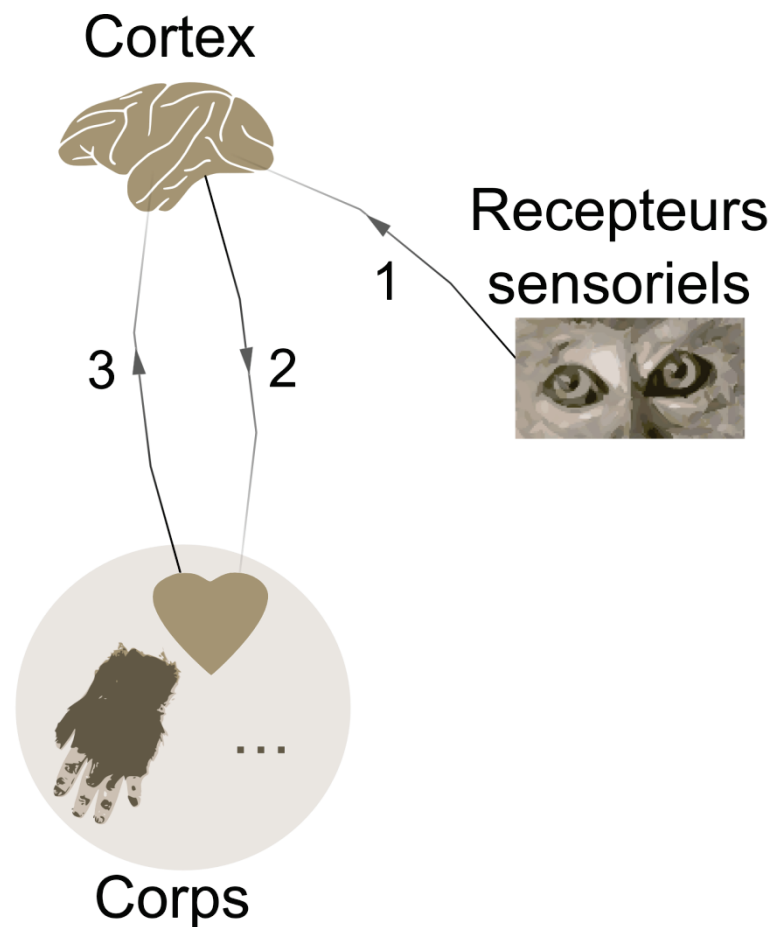


son attachement pour ses possessions, une multitude d'informations relatives à ses états internes, que ceux-ci soient physiologiques ou psychiques. Ces facultés reposent à la fois sur des capacités perceptives partagées avec nos ancêtres communs et sur des capacités cognitives spécifiques à l'homme. Si la question de la présence d'empathie chez l'animal peine à trouver une réponse, c'est que le concept d'empathie a été défini par l'homme et pour l'homme. Historiquement, ce terme vient de l'allemand *Einfühlung* ce qui signifie « ressenti de l'intérieur ». Il a été utilisé par le philosophe Robert Vischer en 1873 pour désigner un mode de relation d'un sujet avec une œuvre d'art permettant d'accéder à son sens (Élie 2009). Ce concept a été élargi dans un second temps aux relations entre êtres vivants, notamment par Théodore Lipps. L'absence d'un réel langage articulé et de conception narrative proscrit totalement l'application du concept d'empathie pris comme tel chez l'animal. Il demeure ainsi peu probable qu'un animal soit en mesure d'éprouver une émotion comparable à celle d'un homme fasciné par la poésie émanant d'une toile.

Néanmoins l'homme ne perçoit pas le monde qu'avec des facultés cognitives dites de haut niveau, une émotion pouvant être évoquée par différents mécanismes. Les définitions actuelles du phénomène d'empathie ne décrivent pas un processus unitaire, il existe au moins une dichotomie entre l'empathie dite cognitive et l'empathie émotionnelle (Shamay-Tsoory et al 2009). Les processus évolutifs se construisant généralement sur ce qui a déjà existé, l'homme partage un socle biologique en partie commun à celui du reste du monde animal. L'énigme de l'empathie chez l'animal réside dans cette intersection, elle peut avoir des répercussions importantes pour les sciences, mais aussi pour la philosophie et l'éthique.

L'empathie n'est donc pas un concept simple à définir. Il n'existe pas de consensus entre les différents domaines de recherches concernant cette notion (Batson 2009). Le dénominateur commun de l'empathie pourrait néanmoins se situer dans l'aptitude à percevoir et intégrer les manifestations émotionnelles d'autrui dans





**Fig. 17.** *Fonctionnement émotionnelle selon la théorie de James-Langes 1884.*

une représentation sociale. On peut distinguer le fait de ressentir les émotions des autres par leur perception directe, ce qui peut être appelé l'empathie émotionnelle, et le fait de simuler la perspective d'autrui, l'empathie cognitive.

On note d'un point de vue fonctionnel, que les capacités d'empathie cognitive pourraient avoir été sélectionnées pour estimer l'honnêteté des signaux émotionnels d'autrui. En effet, à partir du moment où un individu peut simuler un état émotionnel pour manipuler l'empathie d'autrui, il semble nécessaire de posséder une sorte de contre-mesure face à ce comportement malhonnête (Yamamoto and Takimoto 2012). Pour les raisons précédemment évoquées, il est peu probable que les espèces de primates que nous considérons ici soient douées d'empathie cognitive (Penn and Povinelli 2007; Marticorena et al 2011). Par conséquent et par la suite, en

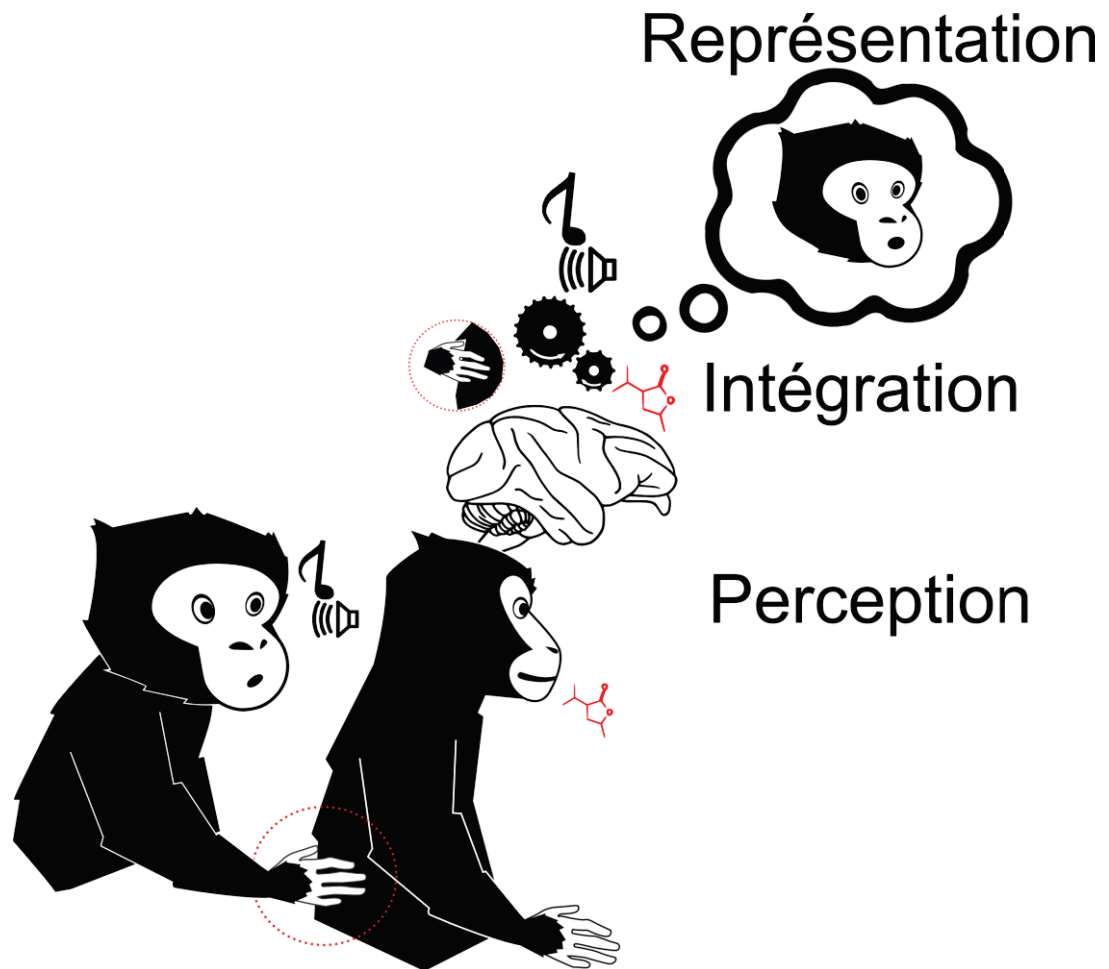
utilisant le terme empathie nous ferons référence à des facultés d'empathie émotionnelle.

De récentes expériences ont démontré plusieurs comportements pouvant être affiliés à la présence d'empathie émotionnelle chez le rat (Bartal et al 2011) suggérant la présence de cette faculté chez les mammifères. Les paradigmes expérimentaux utilisés dans ces études se basaient sur des comportements de sauvetage en réponse à la perception de la détresse d'autrui. Ce comportement étant aussi présent chez certaine espèce de fourmis (exemple : *Cataglyphis cursor*), cette étude a fait l'objet de plusieurs critiques (Vasconcelos et al 2012) qui suggéraient entre autres que la motivation du rat à libérer ses congénères résiderait dans son désir d'interaction sociale (Silberberg et al 2014; Weiss et al 2014) et non dans l'appréhension de la situation de son congénère. Ce qui serait cohérent avec le fait que les animaux soient plus motivés à répondre à la détresse des congénères avec qui ils ont vécu (Ben-Ami Bartal et al 2014). D'autres paradigmes expérimentaux mettant les rongeurs dans des situations plus passives ont néanmoins suggéré une implication des expériences passées sur la sensibilité de l'animal à la détresse de son congénère (Atsak et al 2011). Ce résultat est cohérent avec les hypothèses modernes décrivant le concept d'empathie comme une aptitude à simuler les émotions des autres à l'aide des réseaux neuronaux utilisés pour générer ces mêmes émotions dans un contexte familier (Preston and De Waal 2002; Preston 2007; Gallese 2007; Rochat et al 2008). Ces aptitudes seraient biologiquement soutenues par des classes spécifiques de neurones de type « miroir émotionnel » (Rizzolatti and Sinigaglia 2008; Bastiaansen et al 2009).

Les théories simulationnistes font écho à celle de James-Langes concernant les émotions (Figure 17). En effet elle postule, entre autres, que les émotions résulteraient des retours que le corps enverrait au système central (James 1884; Lange 1885). En d'autres termes, nous serions tristes parce que nous pleurons et non l'inverse. L'utilisation d'animaux sans cortex sensoriel ou ayant des sections de

la moelle épinière étant toujours capable d'avoir des émotions, cette hypothèse à maintenant été en partie réfutée. Les théories simulationnistes de l'empathie pourraient se rapprocher de cette vision car elles postulent, entre autres, que l'on ressentirait les émotions d'autrui au travers de ses propres manifestations émotionnelles. De récentes études impliquant des hommes ayant une insensibilité congénitale à la douleur et testant leur empathie pour la douleur d'autrui ont aussi démontré des activations similaires pour les réseaux de neurones généralement impliqué dans l'empathie émotionnelle et cognitive (Danziger et al 2009). Ainsi, la résonance émotionnelle ne serait alors que cérébrale et ses manifestations périphériques des épiphénomènes.

La présence d'une telle résonance émotionnelle pourrait être impliquée dans le fait que les macaques puissent utiliser les manifestations émotionnelles de leurs congénères comme stimulus lors d'un apprentissage opérant (Miller et al 1966; E. Miller 1967) et s'empêchent de tirer une chaîne leur délivrant de la nourriture si cela engendre en même temps l'électrocution d'un de leurs congénères placé dans une cage adjacente (Masserman et al 1964). Ces expériences pionnières ont bien montré une capacité des macaques à répondre aux manifestations émotionnelles de leurs congénères, mais en l'absence d'autres mesures comportementales nous ne pouvons pas conclure sur les mécanismes sous-jacents et les motivations de ces comportements sociaux. Nos connaissances relatives à la nature des facultés des macaques à prendre en compte le bien-être de leurs congénères lors de décisions sociales demeurent à ce jour lacunaire. En particulier, est-ce que le concept d'empathie reposant sur une capacité de représentation de l'état mental d'autrui pourrait s'appliquer, au moins, à tous les primates ?



**Fig. 18.** *Figuration du processus de représentation d'autrui. La représentation d'autrui est un niveau supérieur d'intégration et de catégorisation de l'information sensoriel.*

### **B.7. Représentations de soi et d'autrui**

Les prédictions des réactions d'autrui requièrent l'établissement d'un modèle mental reposant sur l'intégration, la mémorisation et la catégorisation des informations à caractère social. La présence de ces trois facultés chez les macaques (Fabre-Thorpe et al 1998; Bovet and Washburn 2003; Sliwa et al 2011; Lacreuse et al 2013), suggère l'aptitude à former des représentations à partir de l'intégration de leurs perceptions (Figure 18). Le terme représentation a été utilisé majoritairement en psychologie dans de nombreux contextes, une représentation sociale faisant appel à

la fois à la représentation de la place d'un individu au sein du groupe social mais aussi à la représentation de la sensibilité d'autrui. Les théories simulationnistes de l'empathie considèrent que les représentations d'autrui comme étant dérivées de la représentation de soi.

Les macaques ne passent pas avec succès le test du miroir (Gallup et al 1980; Macellini et al 2010; Anderson and Gallup 2011) mais possèdent tout de même une représentation somesthésique de leur personne (Rajala et al 2010). Ainsi bien qu'ils puissent reconnaître l'identité d'autrui, ils ne pourraient pas reconnaître leur propre identité. Le concept de représentation de soi, n'est pas unitaire et semble dériver d'une construction sociale (Chadwick-Jones 2000). Il est en effet intéressant de noter qu'un chimpanzé élevé à l'écart de ses congénères ne semble pas se reconnaître dans un miroir (Gallup 1977). Par conséquent, les représentations de soi et d'autrui seraient interdépendantes. La conscience des autres précéderait et serait un prérequis (développemental et phylogénétique) à la conscience de soi.

Afin de préciser la nature des représentations mentales d'autrui chez le macaque, il semble pertinent d'aborder les résultats des tests issus de la psychologie Piagétienne appliqués aux primates non-humains (Piaget 1963). L'aptitude à identifier des causalités objectives, en se basant sur une expérience empirique du monde, a été démontrée chez tous les primates non-humains testés, mais seuls les grands singes semblent capables de développer un début de causalité représentative, c'est-à-dire la capacité d'évoquer mentalement des causes et des actions non perçues pour rendre compte du comportement des objets (Chadwick-Jones 2000). Le parallèle entre cette différence cognitive et l'incapacité des macaques à se reconnaître dans un miroir pourrait suggérer que pour activer une représentation, le macaque doit avoir eu une expérience concrète avec l'objet et l'avoir perçu récemment. Ainsi, la dissonance entre l'expérience visuelle et tactile de l'image virtuelle créée par le miroir pourrait expliquer l'incapacité des macaques à considérer leur reflet comme étant une représentation d'eux-mêmes. Cela pourrait

suggérer que les représentations d'autrui se font chez le macaque principalement par l'expérience concrète que l'animal a pu avoir avec ses congénères.

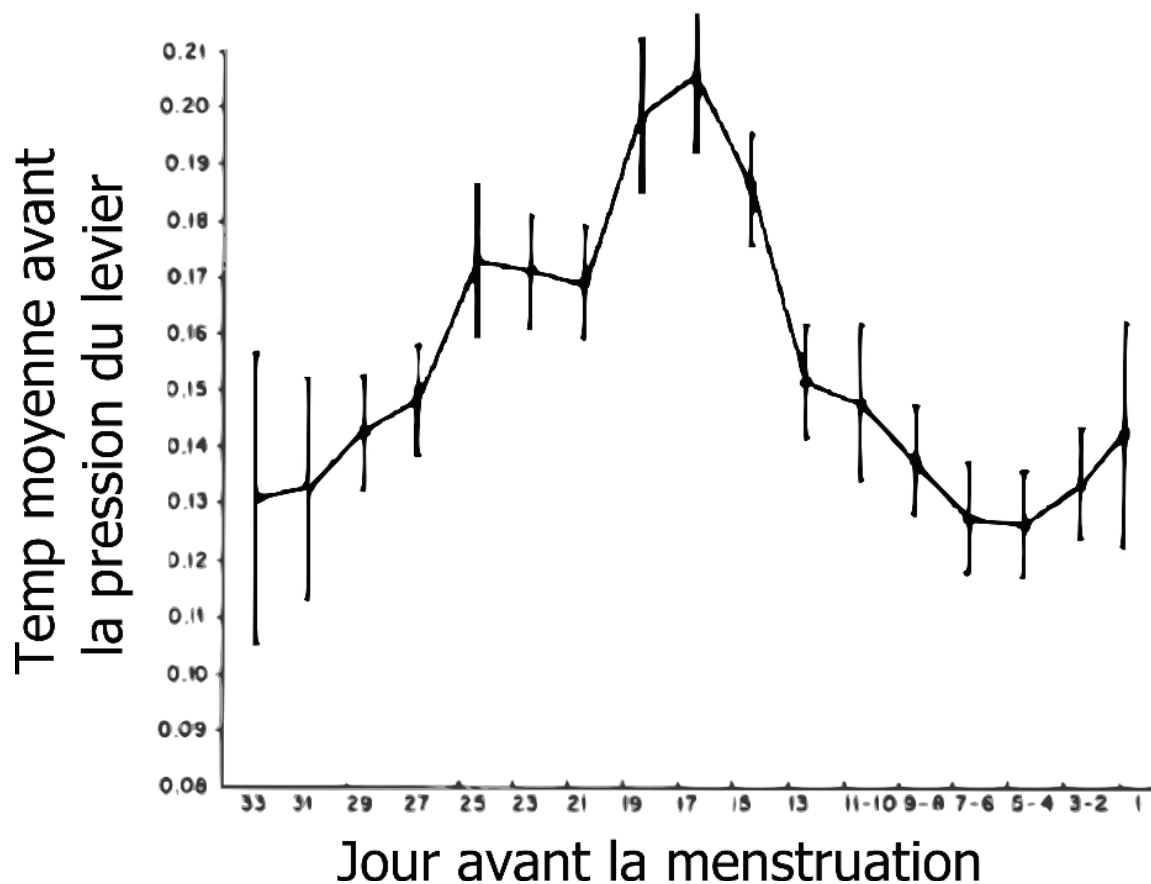
Néanmoins, nous postulons que contrairement à la causalité objective appliquée à un objet inerte, la causalité objective appliquée à un objet social prend en compte d'autres variables tels que l'attribution de sensations et de buts qui ne peuvent être construits qu'en recyclant les représentations issues des expériences personnelles. À l'inverse, la représentation de soi en tant qu'objet social semble résulter d'un stade de développement cognitif encore plus complexe, lui-même dérivé de la représentation d'autrui.

Indépendamment des mécanismes de traitement de l'information sociale, il semble exister un état motivationnel plus ou moins compatible avec l'interaction sociale.

### **B.8. Besoins et motivations sociales**

Il a été montré que l'isolation sociale avait des effets délétères sur la santé des primates de laboratoire (Kraemer and McKinney 1985; Kessel and Brent 1998). Ainsi, tout comme il existe des besoins physiologiques, il existe aussi des besoins strictement sociaux et par conséquent des mécanismes biologiques les régulant. Lors d'une étude où des femelles macaques devaient presser un levier pour avoir accès à un mâle situé dans un autre compartiment, les scientifiques ont montré que la motivation à rejoindre ce mâle, mesurée par la latence d'appui sur le levier, pouvait varier en fonction du cycle menstruel de la femelle (Figure 19).

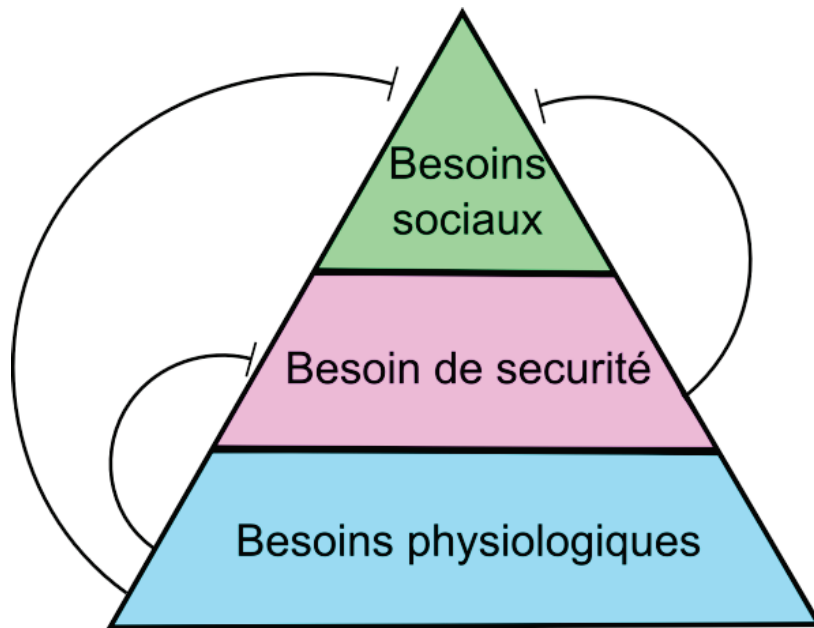
Certaines études attestent de la nature gratifiante de l'interaction sociale suggérant une motivation basée sur la recherche de sensations agréables. En effet, l'épouillage d'un macaque par l'expérimentateur a déjà été utilisé lors d'un conditionnement opérant (Taira and Rolls 1996). De plus, les corrélats hormonaux de l'épouillage suggèrent que cette activité produit une sensation de bien-être (Keverne et al 1989;



**Fig. 19.** Variation de la motivation sociale en fonction du cycle menstruel. Moyenne de 5 femelles macaque rhésus. D'après E B Keverne 1976.

Shutt et al 2007a). La motivation sociale pourrait donc être générée grâce à des mécanismes analogues à ceux motivant, par exemple, la prise alimentaire.

Dans tout les cas, la motivation sociale est modulée par des variables psychologiques et physiologiques. Une simplification de la pyramide des besoins de Maslow (Maslow 1943) permet de l'appliquer au monde animal (Figure 20). Dans ce diagramme on remarque qu'une augmentation de la motivation sociale peut être indirectement induite par une satisfaction des besoins physiologiques ou de sécurité. Ainsi, les études portant spécifiquement sur la motivation sociale doivent être en mesure de contrôler ce genre d'interactions secondaires afin de pouvoir conclure que les effets observés soient spécifiquement sociaux.



**Fig. 20.** Proposition d'une simplification de la pyramide des besoins de Maslow pour son adaptation au monde animal.

Mais qu'en est-il de l'ontogénie de ces besoins sociaux ? Il semble clair qu'il existe une différence entre les comportements sociaux d'un singe adulte et juvénile, ce dernier étant, par exemple, plus enclin à participer à des jeux sociaux (Graham and Burghardt 2010; Nahallage and Huffman 2011). De plus, les travaux d'Harlow ont montré l'existence de fenêtres de temps critique où l'absence de contact avec la mère ou d'interactions avec d'autres congénères pouvaient avoir des conséquences délétères sur le tempérament social des animaux (Harlow and Harlow 1965; Harlow et al 1965). Ces travaux ont participé à la conception des théories de l'attachement qui considèrent les expériences sociales précoces comme étant cruciales dans le bon développement des aptitudes sociales des animaux (Winslow et al 2003; Nelson et al 2009). À ce jour, le système opioïdérique a été montré comme étant un des médiateurs des besoins sociaux (Machin and Dunbar 2011). Par exemple, l'injection d'antagoniste aux opioïdes chez le macaque rhésus engendre une augmentation de la fréquence d'épouillage social (Martel et al 1995a). Ce résultat est interprété comme dû au fait que les animaux injectés ne se sentent jamais assez rassasiés par leurs



interactions sociales, ce qui est cohérent avec les études montrant les opioïdes comme étant un médiateur de la récompense sociale en agissant sur le *nucleus accumbens* (Trezza et al 2011).

A l'opposé, nous connaissons à ce jour très peu d'hormones motivant spécifiquement l'approche sociale. Il a récemment été montré qu'une modulation du système sérotoninergique pourrait avoir cet effet chez le macaque à longue queue (Shively et al 2013). Chez l'Homme, l'utilisation récréative de molécules, principalement de la classe des phényléthylamines, a été montrée comme engendrant chez le consommateur des effets prosociaux dit entactogènes. Par exemple, la prise de MDMA chez le sujet humain améliore significativement la justesse dans la lecture des émotions ainsi que le sentiment d'empathie (Hysek et al 2013). Bien que cela reste à démontrer chez le primate, ces effets entactogènes semblent être dus en partie à une stimulation spécifique du système sérotoninergique déclenchant des modulations du système ocytocinergique et vasopréssinergique (Emanuele et al 2006; Broadbear et al 2011; Hunt et al 2011; Kuypers et al 2014). Le polymorphisme de ces systèmes neuro- hormonaux est d'ailleurs impliqué dans la diversité des comportements sociaux mais aussi dans le style d'interaction mère-enfant (Nelson and Panksepp 1998; Maestripieri et al 2009a; Higham et al 2011). Chez le macaque rhésus, la présence de certains allèles des gènes *TPH2* et *5-HTTLPR*, respectivement impliquées dans la transformation du tryptophan en sérotonine et dans le transport de la sérotonine, est corrélée avec la place des animaux au sein de leur groupe social (Brent et al 2013), suggérant ainsi une importance de facteurs génétiques dans l'établissement de la motivation et des aptitudes sociales.

Une manière plus cognitive de considérer la motivation sociale est de tenir compte des capacités de représentation sociale des animaux. Si les macaques peuvent se représenter leurs relations, et celle de leurs congénères, au sein du groupe social, ils

pourraient interagir de manière intentionnelle en accomplissement un plan préétabli. Par exemple, épouiller tel partenaire pour augmenter ses chances de soutien lors de la prochaine rixe avec un autre individu à dominer (Maestriperi 2007). Par conséquent, en plus de la valeur intrinsèquement agréable de l'interaction sociale, une valeur utilitariste se superposerait à l'interaction entre chaque membre de la troupe. Cette vision ferait rentrer les interactions sociales dans une sorte de « marché biologique » (Noë and Hammerstein 1994) soumis aux principes de l'offre et de la demande. Il a d'ailleurs été démontré que le nombre d'enfants module la répartition des interactions affiliatives dirigées vers les mères pour l'accès à leur enfant, ou encore qu'un individu bénéficiant artificiellement de la capacité d'ouvrir un contenant rempli de nourriture voit sa « valeur sociale » augmenter (Fruteau et al 2009; Wei et al 2013).

A la marge de ce marché biologique, une variable plus candide qui pourrait influencer la motivation sociale des macaques serait de considérer une certaine compatibilité émotionnelle. En effet, la diversité de tempérament, de personnalité ou d'apparence physique présente au sein d'une troupe génère logiquement des combinaisons d'individus plus ou moins « émotionnellement compatibles ». Ces individus auraient par exemple une plus grande probabilité de partager les mêmes habitudes ou les mêmes règles dans leur jeux sociaux (Weinstein and Capitanio 2012). Ces variables sont néanmoins difficilement objectivables, ce qui ne les rend pas moins pertinentes lorsque l'on doit considérer les relations existantes entre ces animaux.

Dans tous les cas, ces facultés d'évaluation de l'interaction sociale nécessitent de solides capacités d'abstraction de leur monde social. Si l'on considère justement l'utilité ou la nuisance potentielle d'autrui, il est important d'avoir une représentation mentale de sa sensibilité pour pouvoir adopter le comportement qui lui fera « le plus

plaisir ». A l'inverse, un macaque malveillant doit aussi pouvoir maîtriser le niveau de préjudice qu'il souhaite porter à autrui.

## **C. Problématiques**

De la perception à la production de comportements sociaux, il existe une multitude de processus complexes qui, chez les primates non-humains, sont censés représenter un modèle pertinent des capacités sociales non-verbales de l'Homme, c'est-à-dire l'émission d'information par le biais de gestes, postures ou rapports de distances entre individus. Néanmoins, l'étendue de ces processus ainsi que leurs bases biologiques sont, chez ces animaux, encore mal connues. Par exemple nous ne savons pas dans quelle mesure les macaques possèdent la faculté d'émettre un jugement social ou de prendre en compte les émotions d'autrui lors d'une décision sociale. Notre connaissance des motivations, des intentions et des représentations sociales des macaques reste incomplète.

Par conséquent, lors de cette thèse nous avons approfondi trois différentes facettes de la psychologie sociale des macaques, étudiées à l'aide de dispositifs expérimentaux originaux.

### **C.1. Mécanismes comportementaux de la bienveillance**

Bien qu'il existe un certain nombre d'observations du monde social des primates dans leur milieu naturel, il nous a été jusqu'ici difficile d'étudier les processus de représentation et décision sociale de manière expérimentale chez les primates non humains (PNH). Par conséquent, nous possédons un nombre restreint de mesures objectives nous permettant de définir précisément le niveau de complexité de la représentation d'autrui, il en va de même pour les bases biologiques de ce processus cognitif. Cela est particulièrement vrai pour les facultés d'empathie chez le PNH, nous ne connaissons pas exactement dans quelle mesure les PNH perçoivent et comprennent les états affectifs de leurs congénères. Pareillement, nous ne savons pas dans quelle mesure ils utilisent ces informations pour influencer le bien-être de

leurs congénères. En d'autres termes, le préjudice porté à l'autre est-il pris en compte par les macaques lorsqu'ils agissent ? Si tel est le cas, quels sont les mécanismes biologiques soutenant cette capacité et quels sont leurs avantages sélectifs ?

Pour cela nous avons entrepris de reproduire un contexte social dans un environnement contrôlé de laboratoire. Ainsi en plaçant face à face deux animaux, nous avons conçu un protocole décision sociale unique permettant à un macaque acteur de choisir de délivrer soit un stimulus aversif soit un stimulus appétitif à son partenaire, à un espace vide ou à lui-même, ces deux dernières conditions servant de contrôle. Les choix étant organisés en paires, la tâche pouvait opposer une option prosociale à une option antisociale ou une option rationnelle à une option irrationnelle. L'option est considérée comme rationnelle lorsqu'elle est cohérente avec les motivations supposées de l'animal : ne pas nuire inutilement à son intégrité physique et maintenir son homéostasie. Cette démarche nous a permis de mesurer pour chaque session le poids du bien-être du partenaire au sein du cadre décisionnel de l'acteur. De plus, la mesure de proxy comportementaux comme le taux de regard mutuel entre acteur et partenaire ou la fréquence de clignement des yeux nous a permis de montrer des relations entre réponses émotionnelles et tendances pro- (ou anti-) sociales, suggérant chez ces animaux la présence d'empathie émotionnelle homologue à celle de l'Homme.

## **C.2. Réciprocité dans les décisions sociales**

Afin que les interactions sociales des animaux puissent s'inscrire dans des dynamiques évolutivement stable (Hamilton 1971), il est nécessaire que ces derniers puissent se prémunir des profiteurs (Yamamoto and Takimoto 2012; Brosnan 2013). Plusieurs mécanismes sont alors possibles pour désavantager les individus

malveillants : une punition active de ces individus ou une réciprocité accrue envers les individus jugés plus altruistes. Bien qu'il existe de nombreuses preuves de réciprocité et d'altruisme dans les sociétés de primates, peu d'études ont révélé l'existence de tels comportements dans des contextes expérimentaux. Nous ne savons par exemple pas dans quelle mesure la réciprocité positive est un phénomène miroir de la punition (réciprocité négative). La mesure d'une réciprocité lors de décisions sociales permettrait d'étudier expérimentalement ses bases cognitives.

Dans ce but, nous avons effectué une analyse plus fine des décisions sociale de nos animaux en ne considérant que les sessions expérimentales où deux animaux prenaient leur décision de manière alternative manière alternée ce qui permettrait le développement d'une certaine réciprocité dans les choix des animaux. Pour déceler de tel comportement, nous avons considéré l'impact des décisions sociales et non-sociales d'un singe sur les décisions de son partenaire. Les résultats ont révélé la présence d'une réciprocité pour la délivrance de stimuli négatifs mais en accord avec d'autres études l'absence de réciprocité pour la délivrance de stimuli positifs.

### **C.3. Motivation sociale et contexte de compétitions**

En particulier chez le primate, les décisions sociales sont dépendantes du contexte social dans lequel elles sont prises. En adoptant une démarche semi-éthologique, nous avons investigué les relations entre de telles variables contextuelles et les comportements sociaux d'une mini-colonie de macaques à longue queue. La compétition se définit par nature comme l'inverse de la coopération. Ainsi, une augmentation du contexte de compétition pourrait influencer la perception des congénères. Afin de tester cette hypothèse nous avons modulé de manière stable le contexte de compétition sociale en introduisant dans l'environnement des animaux une unique ressource de jeux. Cette étude a profité d'une caractérisation semi-

automatique des comportements des animaux grâce à un système vidéo de mesure de position tridimensionnelle développé et publié au cours de cette thèse. À la suite de ces expériences, nous avons observé une diminution sélective du comportement social des animaux lorsqu'ils étaient en présence d'une unique ressource de jeu. Ces résultats suggéraient que des comportements indirectement adaptatifs (n'étant pas en relation directe avec la reproduction ou la survie de l'individu) peuvent influencer durablement le comportement social de ces animaux. Tout comme celui de l'homme, le jugement social des macaques est altéré par le contexte de compétition.

De plus, En annexe de cette thèse, dans le but d'étudier les bases biologiques de la motivation sociale, nous présenterons les résultats d'une étude préliminaire investiguant les effets d'injections de MDMA (3,4-méthylène-dioxy-méthamphétamine) sur les comportements sociaux de cette même colonie de macaques à longue queue. Dans le but de rendre moins invasive la prise d'échantillon sanguin, le développement et la validation d'une technique de ponction des capillaires du lobe de l'oreille chez le macaque seront aussi exposés.



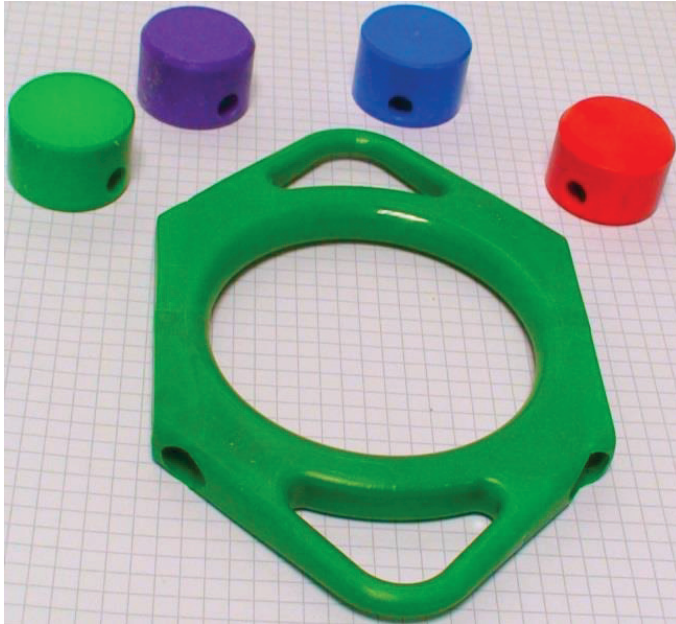


# **Contributions méthodologiques**

*« Mesure ce qui est mesurable  
et rend mesurable ce qui ne  
peut être mesurable. »*

*Galilée*

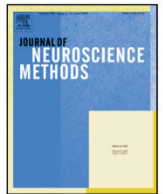
## A. Mesure des comportements



**Fig. 21.** Exemple d'objets suivis par notre système PRIM3D. À gauche, les objets utilisés pour suivre la position des animaux, soit un collier de manipulation de primates, soit un plot de couleur fixé sur leur implant. À droite, des exemples d'objets utilisés pour mesurer leur motivation à manipuler ces jouets colorés.

### A.1. Mesure automatisée des comportements par analyse positionnelle

Dans le but d'étudier les comportements sociaux de nos animaux, nous avons développé un système d'analyse positionnelle tridimensionnelle pouvant suivre indépendamment plusieurs objets de couleur, à condition qu'ils soient d'une couleur unique dans le champ visuel des caméras (Figure 21). Ce système a fait l'objet de la publication méthodologique suivante :



## Basic Neuroscience

## A real-time 3D video tracking system for monitoring primate groups

S. Ballesta<sup>a,b,\*</sup>, G. Reymond<sup>a,b</sup>, M. Pozzobon<sup>a,b</sup>, J.-R. Duhamel<sup>a,b</sup><sup>a</sup> Centre de Neurosciences Cognitive, Centre National de la Recherche Scientifique, 69675 Bron, France<sup>b</sup> Département de Biologie Humaine, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne, France

## HIGHLIGHTS

- We developed a 3D video system to measure behaviors of socially-housed primates.
- Validation was performed by comparing 120 h of automatic to manual scoring.
- The system allowed quantifying different social profiles of colony members.
- Measurement of toy manipulation is introduced as a paradigm for hierarchy assessment.

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 11 February 2014

Received in revised form 14 May 2014

Accepted 15 May 2014

Available online 27 May 2014

## Keywords:

Behavioral automation

Position tracking

Triangulation

Non-human primate

Social behavior

Object play

## ABSTRACT

To date, assessing the solitary and social behaviors of laboratory primates' colonies relies on time-consuming manual scoring methods. Here, we describe a real-time multi-camera 3D tracking system developed to measure the behavior of socially-housed primates. Their positions are identified using non-invasive color markers such as plastic collars, thus allowing to also track colored objects and to measure their usage. Compared to traditional manual ethological scoring, we show that this system can reliably evaluate solitary behaviors (foraging, solitary resting, toy usage, locomotion) as well as spatial proximity with peers, which is considered as a good proxy of their social motivation. Compared to existing video-based commercial systems currently available to measure animal activity, this system offers many possibilities (real-time data, large volume coverage, multiple animal tracking) at a lower hardware cost. Quantitative behavioral data of animal groups can now be obtained automatically over very long periods of time, thus opening new perspectives in particular for studying the neuroethology of social behavior in primates.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

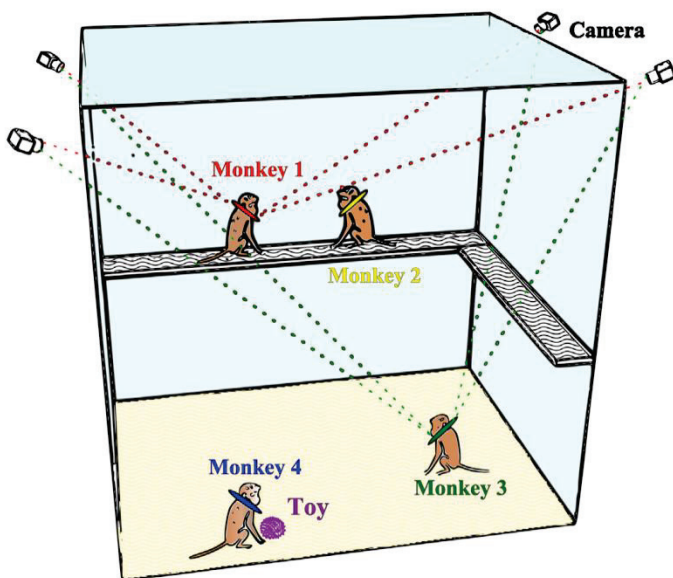
The growing interest in social neurosciences, cognitive ethology and neuroethology in non-human primates requires new methods for automating the behavioral monitoring of animals in groups. To date, complex animal activity is usually scored manually by trained ethologists from video recording of experiments. Other automatic devices have already been developed for the assessment of socio-sexual behavior of invertebrates (Branson et al., 2009) or rodents (De Chaumont et al., 2012; Giancardo et al., 2013; Matsumoto et al., 2013), and these technical innovations in behavioral sciences opened up the ethomics era (Reiser, 2009). The development of behavioral automation, animal tracking, and telemetry has greatly improved the reliability of scientific conclusions while also allowing to study behaviors otherwise not quantifiable (Cooke et al.,

2004; Schaefer and Claridge-Chang, 2012). Video-based technology offers interesting possibilities to researchers who need to record the behavioral profiles of their animals over long periods. Commercial video analysis systems are now routinely used for experiments (Hashimoto et al., 1999; Spink et al., 2001; Khan et al., 2005; Scatena et al., 2012), but are limited to single animals and to relatively small cages, and therefore are not suited to study the behavior of socially housed primates. The solution presented here is a real-time multi-camera 3D position tracking system to record and monitor the behavior of a group of primates in their laboratory housing (Fig. 1). This system, named PRIM3D, can follow a number of animals wearing only individual color markers. Its camera-based design is totally unobtrusive for the animals, can track multiple targets including objects, and is compatible with almost any housing environment. The PRIM3D software is based on classical multiple view geometry algorithms applied to computer vision (Hartley and Zisserman, 2003). The tracking volume is covered by several color video cameras with overlapping fields of view to minimize visual occlusions which are inevitable when studying a group of

\* Corresponding author. Tel.: +33 437 911219.

E-mail addresses: [sballest@isc.cnrs.fr](mailto:sballest@isc.cnrs.fr), [sebastien.ballesta@gmail.com](mailto:sebastien.ballesta@gmail.com) (S. Ballesta).





**Fig. 1.** Schematic representation of PRIM3D. Each animal wears a standard handling collar which color is unique inside their environment. The cameras detect each colored blob corresponding to the collar or to the toy. Online triangulation is performed to determine the 3D position of each blob inside the home cage.

medium- to large-sized animals. Comparable systems have been developed for real-time robotic tracking of a table tennis ball (Lampert and Peters, 2012), off-line analysis of rhesus monkey trajectories (Khan et al., 2005), analysis of malaria mosquitoes (Spitzen et al., 2013) and to build a virtual reality system for studying unrestrained flies (Fry et al., 2008). The originality of PRIM3D is to allow for any number of cameras, thus enabling the coverage of large areas and reducing the occurrence of target masking. It is based exclusively on commercially off-the-shelf hardware and freeware libraries, and is particularly adapted for the monitoring of primates behavior.

## 2. Materials and methods

In the design phase of the project, several technologies for 3D position tracking were reviewed, and the multi-view camera solution was favored for reasons of cost, simplicity and evolution. Existing commercially-available real-time location systems (RTLS) technologies generally use the following technologies: magnetic, acoustic, inertial, passive RFID, radio (UWB, Wifi, Bluetooth), optical with active infrared markers or with reflective markers. The specific constraints of a primate laboratory environment make none of these solutions quite satisfactory, especially in terms of long-term recording, size of tracking volume, presence of metallic elements, cost, and animal well-being. The performance of PRIM3D (speed, accuracy) is equivalent to, and sometimes better than, the above-mentioned solutions. Its low hardware cost is made possible by taking advantage of recent advances in computer vision technology, namely industrial-grade digital video cameras, graphics cards (GPU) parallel computing, and open-source high-performance image processing software.

### 2.1. Hardware

The following description applies to a cage (size 1.5 m × 2 m × 2 m) used in our lab to accommodate up to 4 animals (*Macaca fascicularis*). This cage was custom-built with wood, steel mesh and glass to offer a relatively roomy environment allowing natural solitary and social behaviors. This particular cage is adjacent to other cages inside a large room lit by artificial

daylight. The concrete floor is covered with renewable wood shavings to encourage foraging. Each animal wears a standard collar (Primate Products, USA), as required by animal handling procedures, chosen with a unique color (red, green, blue and yellow) clearly distinct from the environment. Digital cameras (uEYE-5240CP, IDS Imaging Development Systems, Germany) are installed around the cage and are oriented so as to minimize blind spots. These CMOS color cameras provide 1280 × 1024-pixel color images at up to 50 Hz frame rate, and are equipped with wide-angle lenses (focal length 4.5 mm, aperture F1.4) providing a 74° × 62° field of view. Six of these cameras are used, and communicate with a host computer through point-to-point 1 Mbits/s Ethernet with a GigE protocol. The PC host (HP Z820 model, with dual Intel Xeon E5-2609 2.4 Ghz processor) is equipped with two Intel quad-port i350 GigE cards to receive the data streams of each camera. This design allows the processing PC to be placed at any distance from the animal cages. In addition, the host PC is equipped with a graphics card (MSI Twin Frozr 2GB integrating an nVidia GeForce GTX 680 processor) used as a massively parallel computing unit (1536 CUDA processing cores delivering about 3 Tflop/s) by our image processing software. The system is scalable and built entirely using off-the-shelf components, with an indicative 6 k€ total hardware purchase cost.

### 2.2. Software

The host PC runs the Ubuntu ([www.ubuntu.com](http://www.ubuntu.com)) 12.04 LTS Linux operating system, and the PRIM3D processing software was developed in C++ using several freely available libraries: OpenCV ([opencv.org](http://opencv.org)) and CUDA ([www.nvidia.fr/object/cuda\\_home\\_new\\_fr.html](http://www.nvidia.fr/object/cuda_home_new_fr.html)) image processing, and OpenSceneGraph ([www.openscenegraph.org](http://www.openscenegraph.org)) for 3D visualization of targets. Data analysis programs were written in Matlab ([www.mathworks.fr](http://www.mathworks.fr)).

### 2.3. Camera image processing

The camera data stream is converted into color images using the IDS software library performing de-bayering and color correction. Images are processed to extract the 2D location of each colored target, using the following steps implemented using OpenCV primitives: conversion to hue-saturation-value (HSV) color space, thresholding around specified target hues, removal of dark and unsaturated pixels, filtering of single pixels (noise), and position estimation of the target center. These operations are performed on the GPU using the appropriate OpenCV CUDA extension. The estimation of target center is implemented by first projecting the resulting bitmap on  $x$ - and  $y$ -axes, then computing the barycenter of points having a sufficient pixel count. Compared to multi-scale mode estimation methods generally used for blob detection (Lindeberg, 1993), this *ad hoc* algorithm requires little processing power and was found quite suitable to our setup. All processing operations are carried out online. A user interface is provided to tune the thresholds for hue, value, saturation, and size for each tracked target, taking into account the particular constraints of the environment (target color and size, noise, reflections, background elements, etc.).

### 2.4. 3D target triangulation

Given several views  $x_1, \dots, x_n$  ( $n \geq 2$ ) of a single target, its 3D position  $X$  can be computed by triangulation from the known parameters of all cameras  $P_1, \dots, P_n$  obtained in a prior calibration phase. Considering the presence of errors in the measured image points, the back-projected rays will generally not intersect exactly, and it is necessary to estimate a best solution  $\hat{X}$  for the 3D point.



A projective-invariant method (Hartley and Zisserman, 2003) is used, whereby  $\hat{X}$  is chosen so as to minimize the quadratic distance between its projections  $\hat{x}_1, \dots, \hat{x}_n$  and the measured image points  $x_1, \dots, x_n$ . Using homogenous coordinates and matrix camera models, this amounts to finding a least-squares solution to the

over-determined linear system  $\begin{bmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_1 \\ \vdots \\ P_n \end{bmatrix} \hat{X}$ . The system is

first transformed into a homogenous system  $A\hat{X} = 0$  by applying a cross-product by  $x_i$  to individual equations  $x_i = P_i X$ , then a solution is computed using a singular value decomposition (SVD) of  $A$ . The 'iterative-eigen' method of Hartley and Sturm is applied to increase the accuracy of the solution (Hartley and Sturm, 1997). The camera model is composed of external (position and orientation in space) and internal (focal length, center offset) parameters, which can be expressed as a single  $3 \times 4$  projective matrix transforming a physical point  $X$  into an image point  $x$  (both expressed in homogenous coordinates) by the linear transformation  $x = PX$ . Lens distortions are modeled by a radial function  $L$  relating a measured image point  $x_m$  to the geometrically correct point  $x$  by  $x_m = L(r)x$  with  $r = \|x\|$ . This function is classically approximated by a quadratic function  $L(r) = 1 + kr^2$ . Computing  $x$  from its measured projection is achieved by solving the cubic equation relating the moduli of both points  $r_m = (1 + kr^2)r$ . Its real root is computed directly using a hyperbolic cosines algorithm (Holmes, 2002). These operations require very little processing power and are performed online. A graphical interface developed in OpenSceneGraph provides a real-time 3D view of the cameras, targets and cage. The software also records time-stamped 3D positions on disk for further analysis, and optionally broadcasts this information in real-time to other computers via a simple UDP communication protocol. In addition, image snapshots are taken at regular intervals for the *post hoc* assessment of animal behaviors.

### 2.5. Automatic calibration

Camera parameters (position and orientation, lens characteristics) are identified beforehand by an auto-calibration method. Using the 2D recordings of a point target moving in space, a 'structure from motion' procedure is carried out to estimate both camera model parameters and the unknown 3D trajectory of the target. To achieve sufficient accuracy, a large number of measurements (about 10,000) are necessary, and the reconstruction requires specific sparse-matrix solving algorithms. The VisualSfM software suite provides an efficient freeware solution implementing an efficient bundle adjustment algorithm (Wu, 2011; Wu et al., 2011). During the calibration procedure, a blue LED target is waved manually inside the whole measuring volume until a sufficient number of recordings are available. The data is then converted into VisualSfM-compatible format, and the resulting camera parameters are retrieved for further use in PRIM3D. Compared to traditional calibration procedures based on matching a predefined physical object (usually a checkerboard or a 3D target rig), this automatic method is quite robust, requires little time and no specific equipment. During the calibration, the target is swept over a reference object of known dimensions in order to estimate a scale factor translating PRIM3D measurements into metric units. In our current implementation, the system is able to detect 5 targets (4 animals, one toy object) at approx 15 Hz, most of the processing time being spent at the 2D target segmentation stage. More targets of different colors can be tracked at a proportionally lower rate, to the extent that the environment (lighting, cage, objects) does not interfere with the color discrimination. Spatial resolution in all directions is typically below 1 cm for a round target of 3 cm radius. When measuring colored primate collars, a larger position uncertainty is

observed due the spatial extent of the collar (typically 10 cm) and its random coverage by the animal. In order to extract meaningful 3D position and velocity estimates, a 1-s Savitzky–Golay smoothing filter is applied prior to further data analysis.

### 2.6. Experimental procedure

To validate the system, several recording sessions were made using a colony of 4 monkeys and colored toys. In this study, the recordings always started at 5 p.m. and lasted for 3 h. This schedule was chosen in order to minimize perturbations from the other users of the animal facility. The monkeys behaved freely in their home cage.

### 2.7. Data analysis

For each recording session, the positions measured by PRIM3D are analyzed to assign a distinct behavioral state for each animal at each time sample. The analysis software performs the following classification into exclusive states:

- *Solitary resting*: animal velocity is below 5 cm/s.
- *Foraging*: animal elevation above ground is below 50 cm.
- *Toy usage*: animal distance to toy object is below 20 cm.
- *Social contact*: distance to another animal is below 30 cm, and velocity of both is below 5 cm/s.
- *Locomotion*: animal velocity is over 5 cm/s.

In the manual analysis procedure, video snapshots recorded every 10 s were reviewed by trained ethologists to score animal proximity and toy usage. To allow a one-to-one comparison with PRIM3D positional data, a 10-s smoothing filter was applied to the inter-distances measured in PRIM3D before computing the behavioral states.

Sociograms were constructed automatically from PRIM3D social contact data by averaging the percentage of time that each animal spent with each other during each session). In addition, an estimation of which animal moved toward its social partner was made by averaging individual velocities over a 3 s window just before each period of social proximity. When the difference was significant, the event was tagged with a binary marker and the percentage of such occurrences was indicated on the sociogram with a confidence interval estimated from a binomial statistic. When significantly unbalanced, the direction of the interaction was represented on the sociogram as a directional arrow linking the two corresponding animals.

## 3. Results

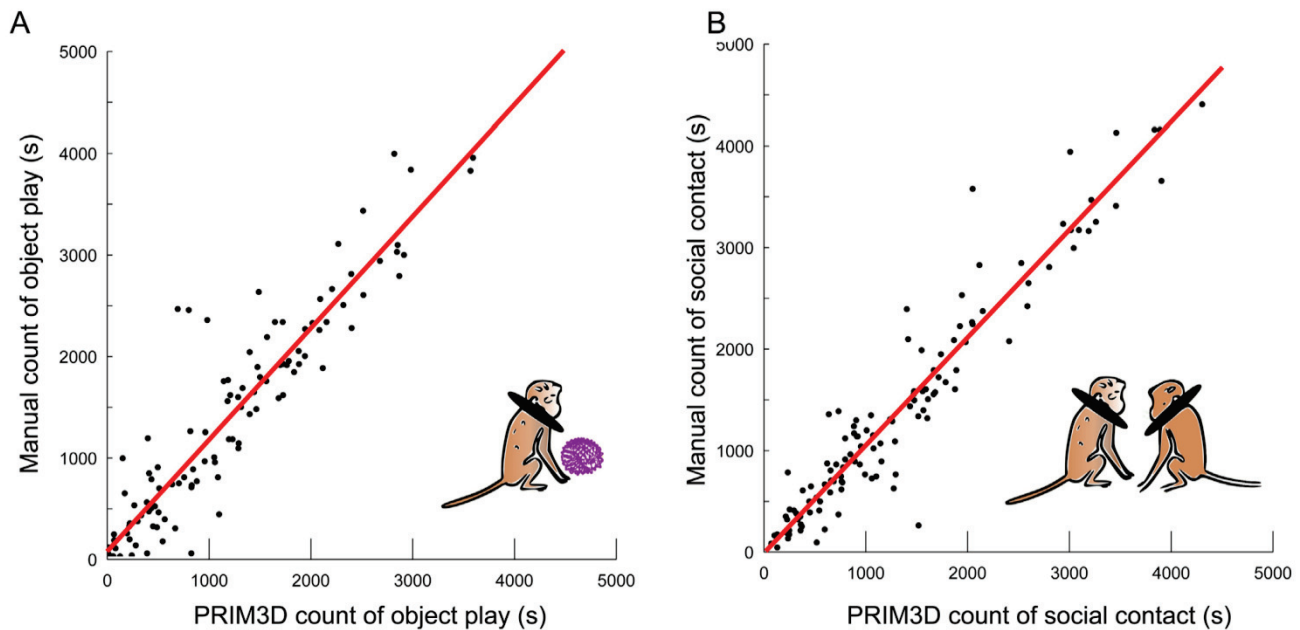
### 3.1. Detection rate

The colored targets are measured when visible by at least two cameras, and the average detection rate for a total of 50 recording sessions was 93.1% (std 6.7) for the animals, and 67.8% (std 27.2) for the toy when present. Among the most frequent causes of visual occlusions were: masking by other animals, hair covering the collars, presence of some blind spots in cage upper corners, toy coverage by wood shavings on the floor, etc.

### 3.2. Correlation with manual scorings

For this analysis, a total of 40 recording sessions were analyzed manually, and recorded with PRIM3D with a detection rate above 80% for all animals. For each session, the total time of toy usage for each individual animal and the total time of proximity for each animal pair were evaluated. The results (Fig. 2) indicate a very good





**Fig. 2.** PRIM3D validation: comparing automatic and manual scoring. (A) Correlation between automatic and manual scoring of toy usage for three animals during 32 sessions.  $\beta = 1.10$  ( $R^2 = 0.97$ ,  $p < 0.001$ ). (B) Correlation between automatic and manual scoring of the time spent in proximity of a peer for three animals during 40 sessions.  $\beta = 1.06$  ( $R^2 = 0.91$ ,  $p < 0.001$ ).

correlation between the two methods, with regressions coefficients  $\beta = 1.10$  ( $R^2 = 0.97$ ,  $p < 0.001$ ) and  $\beta = 1.06$  ( $R^2 = 0.91$ ,  $p < 0.001$ ) indicating a slight underestimation by PRIM3D due to its incomplete detection rate. This result establishes a sufficient level of confidence for the behavioral analyses based on PRIM3D data.

### 3.3. Sociogram and individual activity

In this study, a total of 10 sessions with 4 monkeys and a toy were recorded by PRIM3D with a detection rate above 80% for all animals were retained. The sociogram computed from this data set (Fig. 3) reveals interesting differences in social interactions within the colony. M1 and M4 showed a clear social preference for each other, was mostly driven by M1 who approached M4 61% of the time. Furthermore, various social profiles emerge from the sociogram, M2 being mostly a “seeker” of social contact, M4 as a “receiver”, M1 was both a seeker and a receiver while M3 has balanced, low-intensity social interactions with all members of the colony. A radar plot (Fig. 4) shows the distribution of mutually exclusive activities for each of the 4 monkeys. The activities defined previously (‘Solitary resting’, ‘Foraging’, ‘Social contact’, ‘Toy manip’, and ‘Locomotion’), are expressed in the mean percentage of time over recording sessions. This kind of analysis depicts differences in behavioral profiles of the colony members. For instance, M1 and M4 were more involved in social interactions, as also noted above, whereas M2 and M3 were more frequently in solitary resting state. Also, M2 seems to be more involved in locomotor activity, reflecting a marked tendency to engage in stereotypic behaviors. Further, M1 was the one who manipulated most the toys, which was consistent with its dominant status.

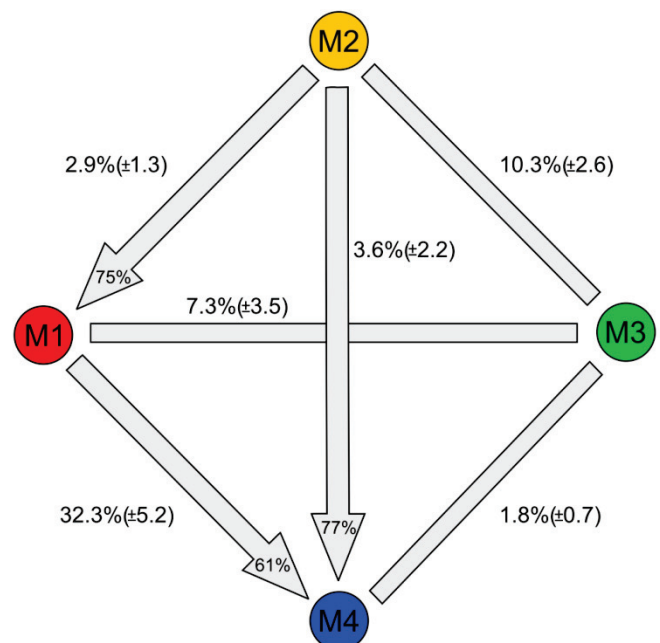
### 3.4. Time to toy manipulation

A colored toy was introduced by an experimenter at the beginning of each session. The time in seconds to first access to the object was measured using PRIM3D data: the average and standard error of the mean are M1: 296 (101), M2: 2975 (765), M3: 3563 (655) and M4: 2698 (629) respectively. This data is generally considered as a reliable indicator of social hierarchy only if the animals feel enough

secure (Chamove, 1983). As expected, the highest ranking animal in our group of monkeys (M1) got to manipulate the objects sooner ( $t$ -test,  $p < 0.05$ ) than the other three.

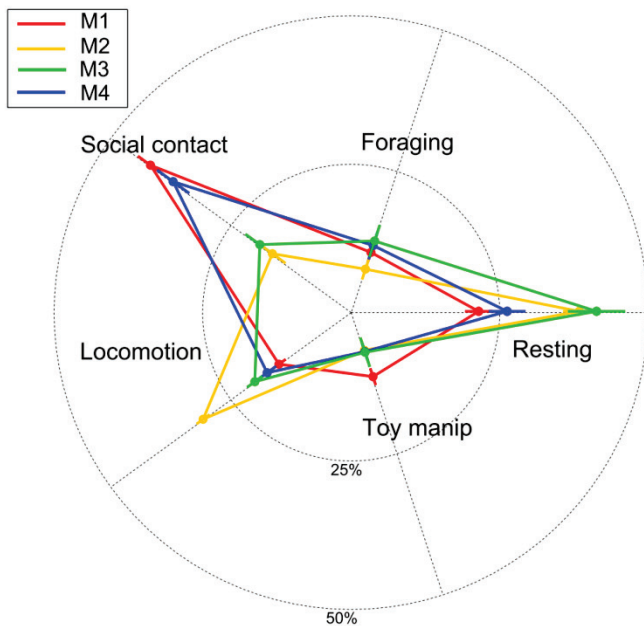
## 4. Discussion

The main challenges for an automated ethological analysis system are the reliability of the position measurements and of



**Fig. 3.** Sociogram based on PRIM3D measurements (10 sessions). Values next to the link between two individuals correspond to the percentage of time spent close to each other (average and s.e.m.). Arrowheads indicate that significantly more approaches were made in the indicated direction (binomial parameter estimates). Values inside the arrowhead correspond to the percentage of approaches in that direction.





**Fig. 4.** Radar plot indicating the percentage of time (average and s.e.m.) spent in each of 5 mutually exclusive activities, automatically derived from PRIM3D measurements (10 sessions).

the behavior classification algorithms. The video-based setup presented here is a cost-effective and non-intrusive tool with good positional accuracy, provided that adequate diffuse lighting and viewing conditions are met to achieve a good detection of the targets. In our first implementation presented here, the system was installed in a pre-existing environment with non-uniform lighting and little available space outside the cage to position the cameras optimally. Although a very good detection rate was achieved, future installations should take into account these specifications. The scalability of the hardware and software design chosen for PRIM3D allows for interesting possibilities, including processing at higher rates or increasing the number of targets, but the most promising technical perspectives lies in the recognition of body features (e.g. head orientation, body posture) from the information-rich video streams. The increasing demand for video-based user interfaces, for instance in video games or film animation, has spurred the development of high-performance and affordable image acquisition and processing units (e.g. Microsoft Kinect® depth cameras) which might be profitable to experimental sciences as well. The automatic classification of behavior is currently a challenge for animals in groups. In the present implementation of PRIM3D, a simple approach was chosen in the data analysis to recognize some simple features based on instantaneous relative positions and velocities. However, a further development would be to extend the classification algorithms to time-based pattern recognition, by training a classifier on a database of expert behavioral judgments. While this method has proven successful for the analysis of single rodents (Jhuang et al., 2010), its extension to social interactions specific to primates is still an open field of research. In particular, to describe the social organization of primate colonies, researchers usually consider the grooming rate, the aggression rate and the spatial proximity of each individuals (Brent et al., 2013). With PRIM3D we merged the grooming and the spatial proximity network in a unique social interaction network, and were able to score automatically the preferential directions of these interactions to reveal social motivation amongst group members. Yet, further analyses are needed to distinguish different social activities such as huddling, social play or social grooming from passive social contact. Similarly, the detection of aggression between animals is yet difficult to disentangle from

social play behavior, as is self-grooming difficult to detect from solitary resting behavior. To achieve this level of discrimination, finer positional accuracy may be necessary, and can be achieved in PRIM3D by tracking small color markers instead of collars. For instance, with animals chronically implanted for electrophysiological recordings, we tried recently with good success colored plastic caps on the head post or recording chamber. A further refinement in positional accuracy would be to merge PRIM3D data with inertial measurements, by placing miniaturized accelerometers inside the target or the collar as used for activity counting (Papailiou et al., 2008). When considering other specific social behaviors that would be too challenging to identify from positional data, PRIM3D can still be used profitably to automatically isolate video sequences of periods of activity in order to reduce the burden of manual video analysis. More generally, the development of video-based tracking systems suitable to animal groups in large housings is expected to open new fields especially in the domains of sociobiology, chronobiology, behavioral genomics or neuroethology. In particular, the combination of simultaneous behavioral and neural recordings in freely moving animals is expected to yield further understanding of the neural bases of social interaction.

## Acknowledgements

The authors of this article are grateful to Manon Dirheimer for her help in the animal facility as well as Sylvain Maurin for computer architecture support. The authors also thank Jean-Luc Charieau and Fabrice Héran for expert animal care. This work was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique. This work was supported by the LABEX (ANR-11—LABEX-0042) of University de Lyon within the program “Investissement d’Avenir” and by grants from the Rhône-Alpes Region and from the Agence Nationale de la Recherche (BLAN-SVSE4-023-01, BS4-0010-01) to JRD.

## References

- Branson K, Robie AA, Bender J, Perona P, Dickinson MH. High-throughput ethomics in large groups of *Drosophila*. *Nat Methods* 2009;6(6):451–7.
- Brent LJN, Heilbronner SR, Horvath JE, Gonzalez-Martinez J, Ruiz-Lambides A, Robinson AG, et al. Genetic origins of social networks in rhesus macaques. *Sci Rep* 2013;3:1042.
- Chamove AS. Role or dominance in macaque response to novel objects. *Motiv Emot* 1983;7(2):213–28.
- Cooke SJ, Hinch SG, Wikelski M, Andrews RD, Kuchel LJ, Wolcott TG, et al. Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends Ecol Evol* 2004;19(6):334–43.
- De Chaumont F, Coura RD-S, Serreau P, Cressant A, Chabout J, Granon S, et al. Computerized video analysis of social interactions in mice. *Nat Methods* 2012;9(4):410–7.
- Fry SN, Rohrschitz N, Straw AD, Dickinson MH. TrackFly: virtual reality for a behavioral system analysis in free-flying fruit flies. *J Neurosci Methods* 2008;171(1):110–7.
- Giancardo L, Sona D, Huang H, Sannino S, Managò F, Scheggia D, et al. Automatic visual tracking and social behaviour analysis with multiple mice. *PLoS ONE* 2013;8(9):e74557.
- Hartley R, Zisserman A. *Multiple view geometry in computer vision*. Cambridge: Cambridge University Press; 2003.
- Hartley RI, Sturm P. Triangulation. *Comput Vis Image Underst* 1997;68(2):146–57.
- Hashimoto T, Izawa Y, Yokoyama H, Kato T, Moriizumi T. A new video/computer method to measure the amount of overall movement in experimental animals (two-dimensional object-difference method). *J Neurosci Methods* 1999;91(1):115–22.
- Holmes GC. The use of hyperbolic cosines in solving cubic polynomials. *Math Gaz* 2002;86(507):473–7.
- Jhuang H, Garrote E, Mutch J, Yu X, Khilnani V, Poggio T, et al. Automated home-cage behavioural phenotyping of mice. *Nat Commun* 2010;1:68.
- Khan Z, Herman RA, Wallen K, Balch T. An outdoor 3-D visual tracking system for the study of spatial navigation and memory in rhesus monkeys. *Behav Res Meth* 2005;37(3):453–63.
- Lampert CH, Peters J. Real-time detection of colored objects in multiple camera streams with off-the-shelf hardware components. *J Real-Time Image Process* 2012;7(1):31–41.
- Lindeberg T. Detecting salient blob-like image structures and their scales with a scale-space primal sketch: a method for focus-of-attention. *Int J Comput Vis* 1993;11(3):283–318.

- Matsumoto J, Urakawa S, Takamura Y, Malcher-Lopes R, Hori E, Tomaz C, et al. A 3D-video-based computerized analysis of social and sexual interactions in rats. *PLoS ONE* 2013;8(10):e78460.
- Papailiou A, Sullivan E, Cameron JL. Behaviors in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) associated with activity counts measured by accelerometer. *Am J Primatol* 2008;70(2):185–90.
- Reiser M. The ethomics era? *Nat Methods* 2009;6(6):413–4.
- Scatena M, Dittoni S, Maviglia R, Frusciantè R, Testani E, Vollono C, et al. An integrated video-analysis software system designed for movement detection and sleep analysis. Validation of a tool for the behavioural study of sleep. *Clin Neurophysiol Off J Int Fed Clin Neurophysiol* 2012;123(2):318–23.
- Schaefer AT, Claridge-Chang A. The surveillance state of behavioral automation. *Curr Opin Neurobiol* 2012;22(1):170–6.
- Spink AJ, Tegelenbosch RA, Buma MO, Noldus LP. The EthoVision video tracking system – a tool for behavioral phenotyping of transgenic mice. *Physiol Behav* 2001;73(5):731–44.
- Spitzen J, Spoor CW, Grieco F, ter Braak C, Beeuwkes J, van Brugge SP, et al. A 3D analysis of flight behavior of *Anopheles gambiae* sensu stricto malaria mosquitoes in response to human odor and heat. *PLoS ONE* 2013;8(5):6299–305.
- Wu C. VisualSFM: a visual structure from motion system; 2011, <http://ccwu.me/vsfm/>
- Wu C, Agarwal S, Curless B, Seitz SM. Multicore bundle adjustment. In: *IEEE conf on comput vis pattern recognit CVPR 2011*; 2011. p. 3057–64.



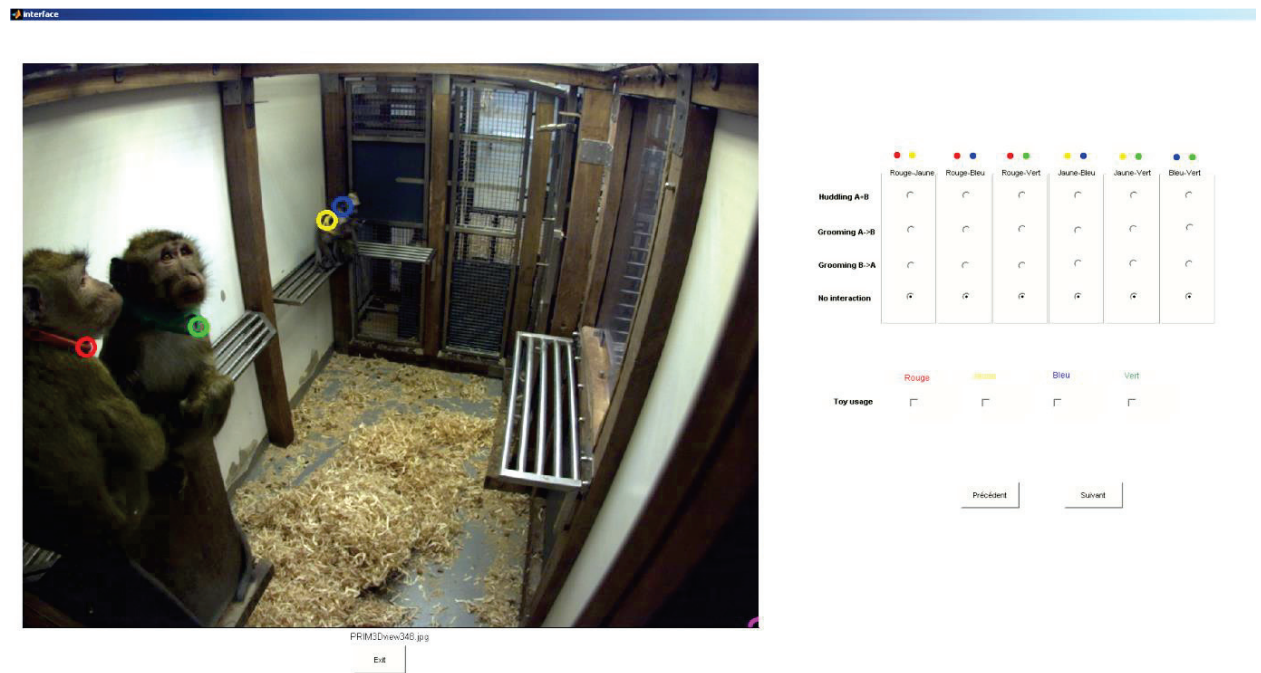
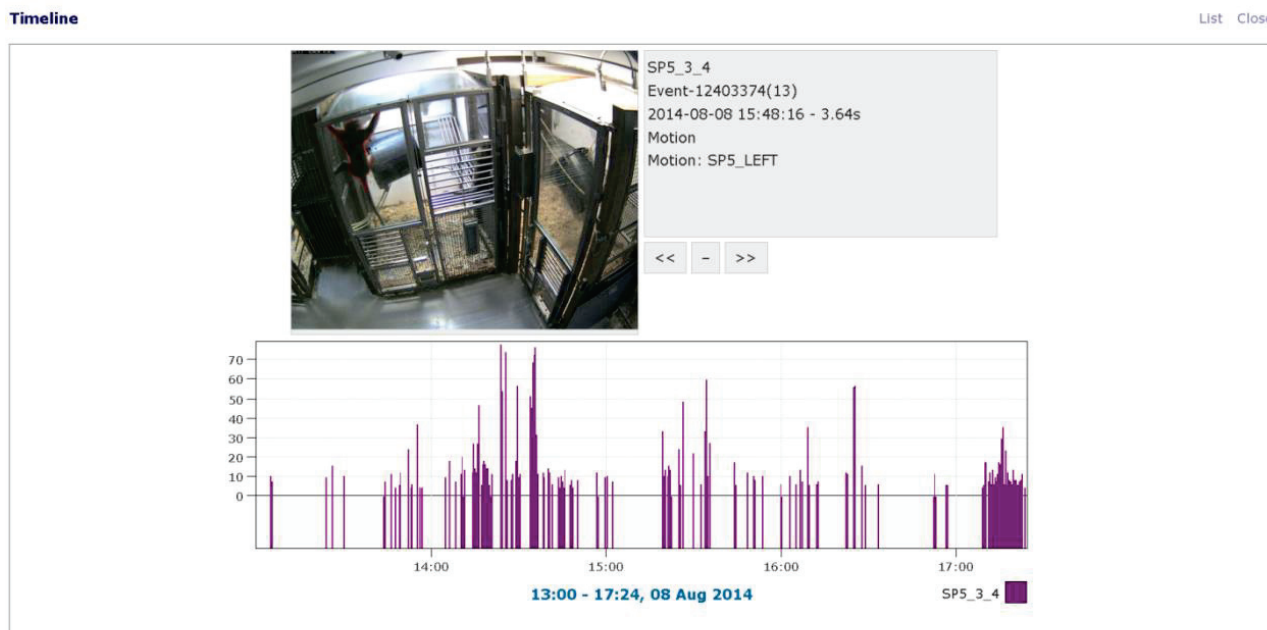


Fig 22. Interface « Ethogui » développée sous Matlab.

## A.2. Mesure manuelle des comportements

### A.2.1. Interface Ethogui

Afin de comparer les données mesurées automatiquement par PRIM3D à un relevé manuel, une interface d'analyse des comportements a été développée sous Matlab (Figure 22). L'analyse consiste à cocher les comportements observés sur les images prises par une caméra de PRIM3D toutes les 11 secondes. En plus de son utilisation en tant qu'outil de validation des données produites par PRIM3D, cette interface nous a aussi permis de mesurer efficacement des comportements à ce jour inaccessible à une catégorisation automatisée, comme les comportements d'épouillage social.



**Fig. 23.** Interface Web de Zoneminder permettant de visionner les activités (nombre de pixels ayant changé de couleur par rapport à l'image précédente) dans des zones d'intérêts préalablement configurées par l'utilisateur.

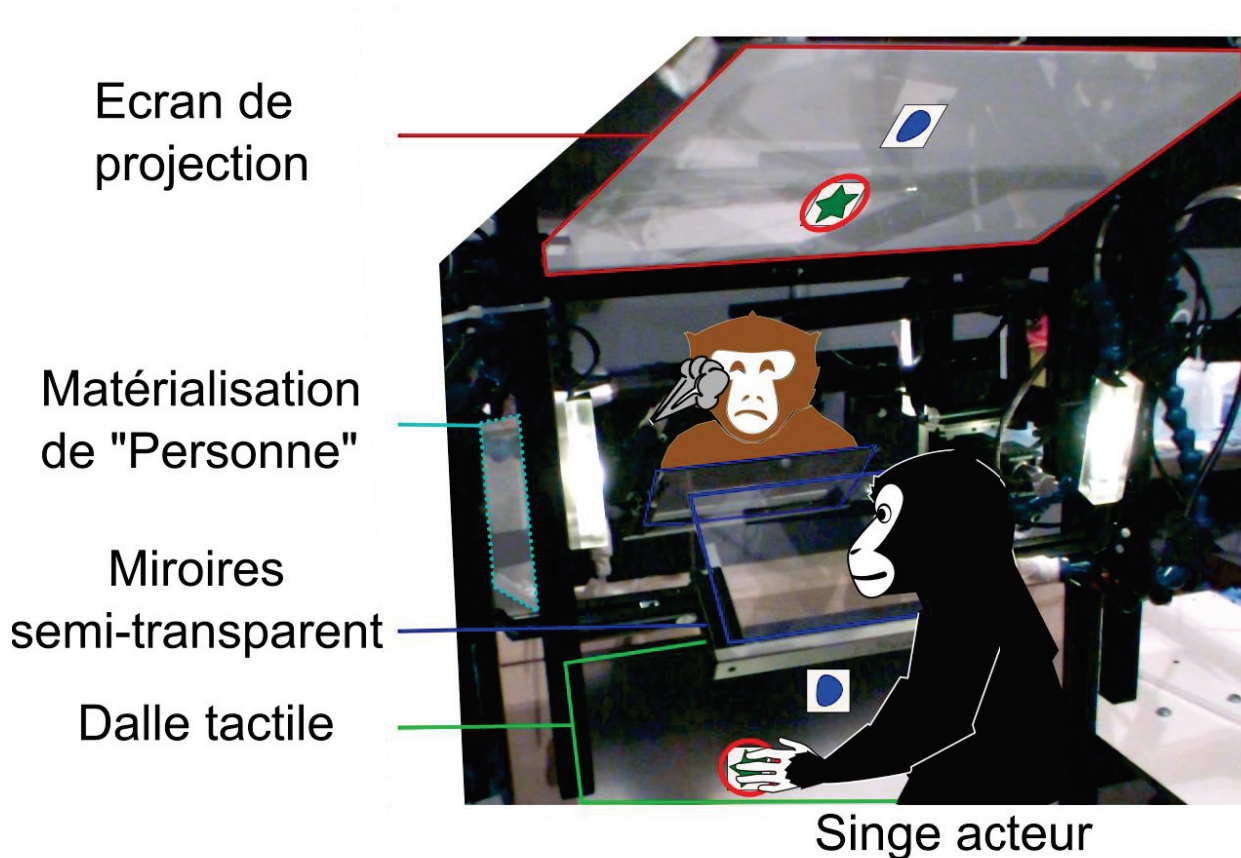
#### A.2.2. Utilisation du logiciel Zoneminder

Nous avons installé plusieurs caméras (ACTI, Modèle TCM-1231) nous permettant d'observer les comportements de nos animaux en temps réel *via* une interface Web et *a posteriori*, *via* un stockage de vidéos. De plus, en utilisant les fonctionnalités de détection de mouvement du programme Zoneminder ([www.zoneminder.com](http://www.zoneminder.com)), nous enregistrons en basse résolution de petites séquences vidéo, des périodes d'activités dans la cage des animaux (Figure 23). Cette méthode nous a permis de cibler des comportements d'intérêt (conflits, jeux sociaux...) et de les visionner en haute résolution grâce à un archivage des vidéos automatiquement conservé pendant deux semaines. En plus des thématiques strictement scientifiques, ce procédé s'est révélé extrêmement efficace pour améliorer le bien-être de nos animaux mais aussi celui des

utilisateurs de l'animalerie. En effet, un tel système de vidéo surveillance a permis d'élucider des mystères (exemple Figure 24), d'évaluer l'utilisation d'objets d'enrichissements (exemple utilisation de balais retournés pour le fourragement) mais surtout de comprendre les contextes pouvant engendrer un conflit entre deux animaux et ainsi mieux les prévenir. Les périodes d'absences sont ainsi devenues moins anxiogènes pour tous.



**Fig. 24.** *Exemple de mystère résolu à l'aide du système de vidéo surveillance : comment un animal a pu pénétrer dans la cage d'un de ses congénères ? On note un cas extrême de motivation sociale, l'animal ayant mis une petite dizaine de minute à se faufiler par l'espace initialement prévu pour promouvoir ses interactions sociales. Ces plaques d'interactions ayant été utilisées sans encombre depuis plusieurs mois, le passage par la fente d'interaction sociale ne semblait pas être l'explication la plus probable, et pourtant, les images ont parlées d'elles-mêmes.*



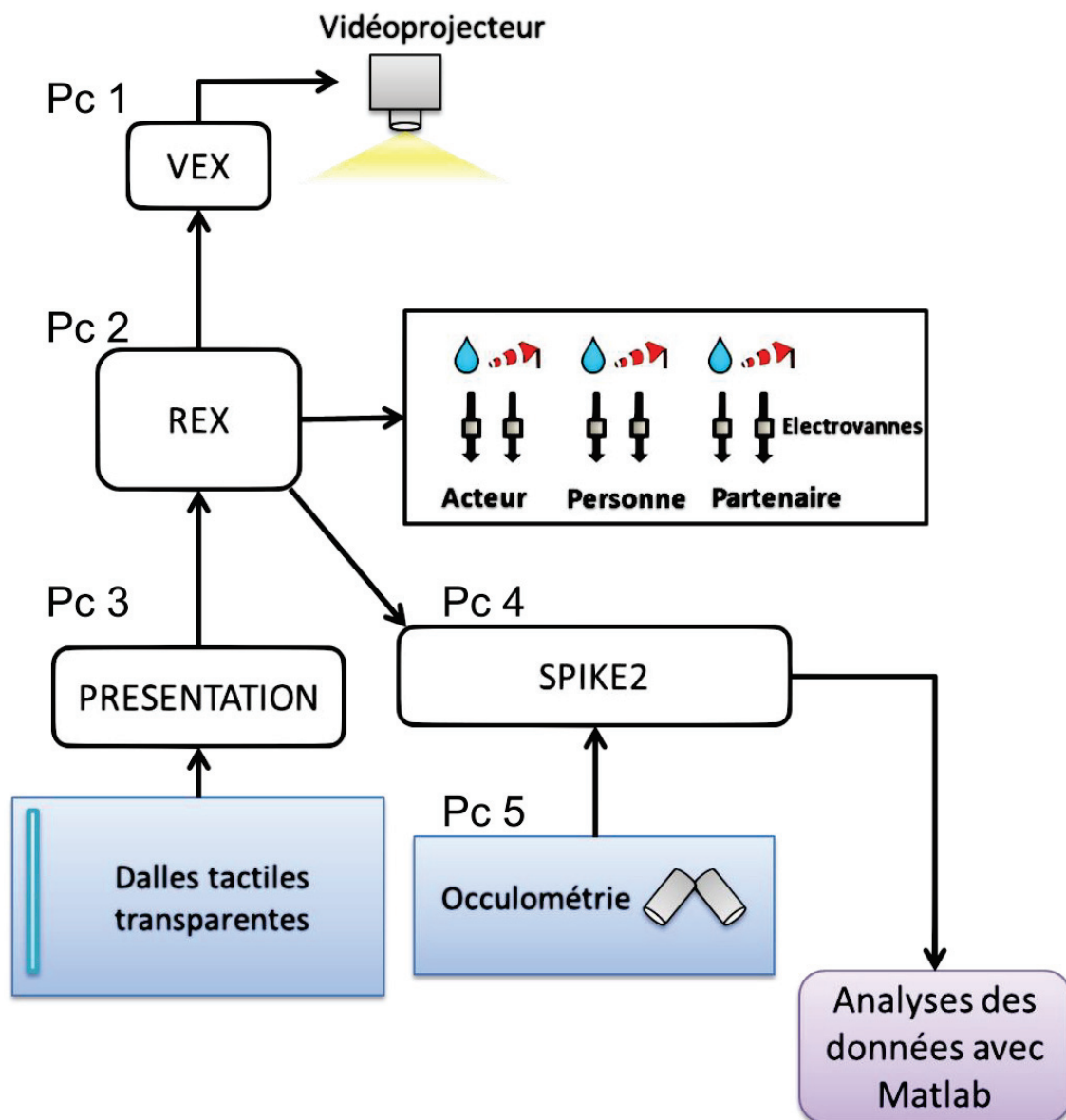
**Fig. 25.** *Dispositif expérimental permettant de proposer des décisions sociales et non-sociales à une paire de primate. Le dispositif étant en tout point symétrique, les deux individus peuvent travailler à tour de rôle, sans avoir à faire de distinctions postérieures. Le type d'environnement contrôlé qu'offre ce genre de dispositif, permet de coupler des tâches de décision sociale à des mesures comportementales et électrophysiologiques précises.*

## B. Protocole de décision sociale

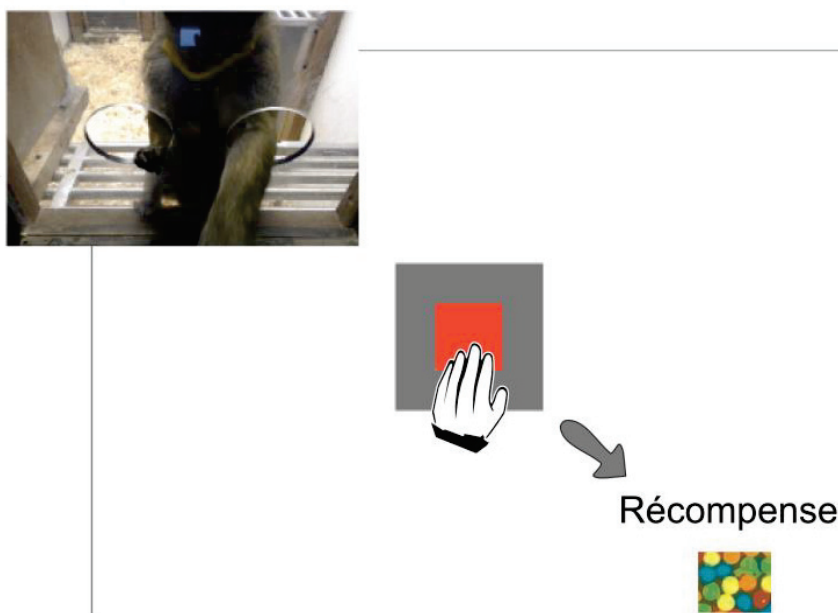
Contrairement aux études menées sur les rongeurs, il existe très peu de standard en expérimentation chez le primate. Au début de cette thèse, la seule étude ayant utilisé des primates en contexte social lors d'une tâche expérimentale en environnement contraint avait été menée à son terme au sein de ce laboratoire (Azzi *et al.*, 2012). Dans la mesure où les objectifs de nos travaux nécessitaient des

innovations expérimentales, le début de cette thèse a été consacré à la conception et la réalisation du dispositif utilisé pour explorer les corrélats comportementaux de la pro-socialité chez le macaque (Figure 25). Un des objectifs était de créer un environnement permettant l'expression des comportements sociaux chez le macaque tout en ayant accès à des mesures objectives reflétant les variations des états internes des animaux. Dans son ensemble, le système utilise 5 ordinateurs (Figure 26). Ce nombre élevé est principalement dû à des soucis de compatibilité entre différents composants du système. En effet, un des systèmes d'exploitation possède une base UNIX pour utiliser un programme se nommant REX (Hays *et al.*, 1982). Ce système est relativement stable et permet la modification en temps réel des variables essentielles à la tâche comportementale, ainsi qu'un enregistrement très précis des événements d'intérêts. L'interface de la tâche comportementale devant être conçue dans un langage spécifique proche du C, elle a été entièrement programmée par Jean-René Duhamel.





**Fig. 26.** Schéma technique du dispositif expérimental permettant de proposer des décisions sociales et non-sociales à une paire de primate. REX est utilisé pour configurer le déroulement des événements expérimentaux (par exemple l'ouverture des électrovannes). VEX, sous le commandement de REX, affiche les stimuli visuels. PRÉSENTATION permet de transmettre à REX les coordonnées de toucher des animaux sur les dalles tactiles. SPIKE2 est utilisé pour récolter et enregistrer les données comportementales et oculométriques. Ces données seront ensuite analysées à l'aide d'un programme entièrement écrit avec Matlab tout au long de cette thèse.



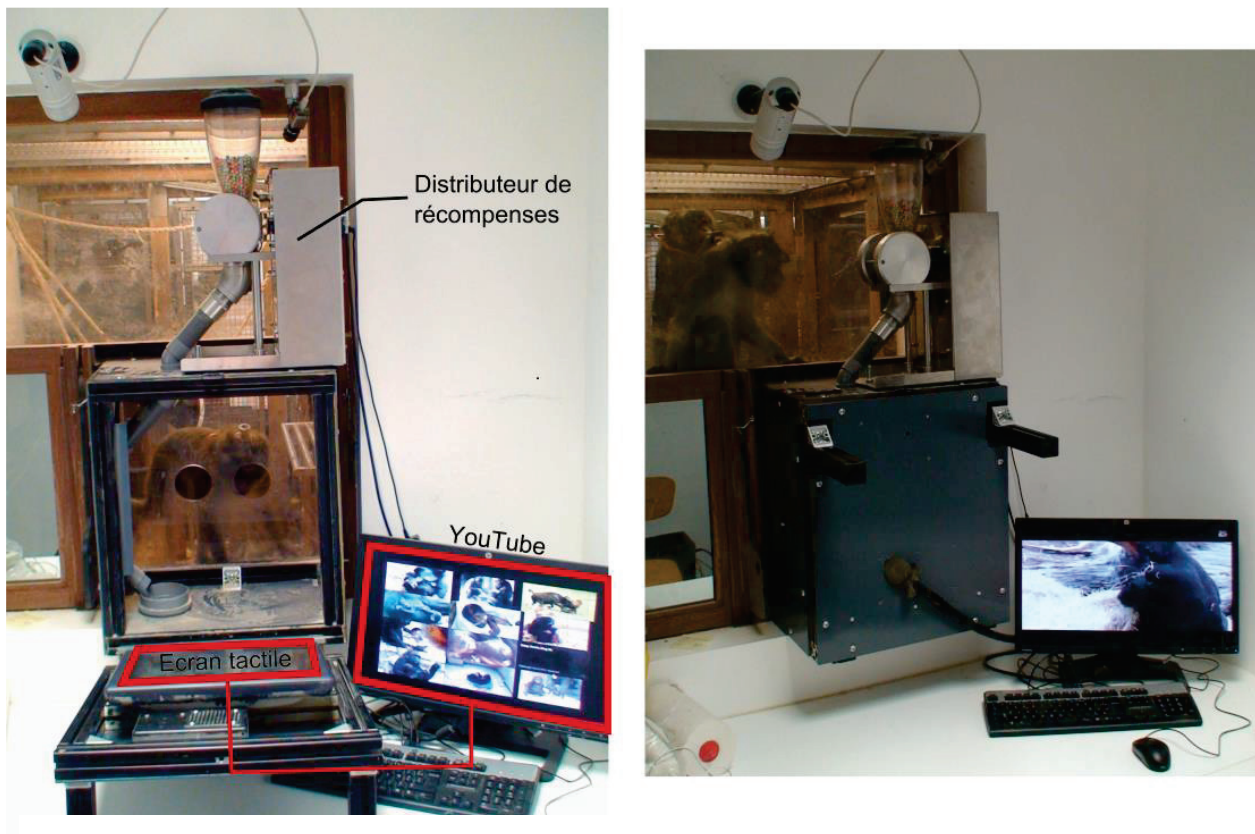
**Fig. 27.** Utilisation du dispositif « Ethotouch » pour pré-entraîner les animaux aux tâches utilisés en laboratoire. Ici une simple tâche de « toucher relâcher » en utilisant comme récompense des petites billes d'édulcorant coloré en fonction de leur arôme.

## C. Dispositifs installés dans l'environnement de stabulation

Le dispositif expérimental « Etho-touch » a été conçu lors de ce travail de thèse. Son but a été de pouvoir proposer aux animaux des tâches comportementales sans avoir la contrainte de les mener dans le laboratoire. Notons que ce genre de dispositif a déjà été utilisé avec succès par l'équipe de Joël Fagot sur une colonie de babouin à Marseille (Fagot and Paleressompoulle 2009). Ethotouch est composé d'un écran tactile monté sur une charnière, d'un distributeur de récompense et d'un ordinateur (Figures 27 et 28). Les tâches comportementales sont programmées grâce au logiciel *Présentation*, lui-même interfacé par un port parallèle au distributeur. Les récompenses utilisées sont des petites billes d'édulcorant aromatisées aux fruits, et délivrées à l'aide d'un distributeur réalisé en collaboration avec une entreprise

française basée à Sisteron (Elabotech). Les animaux se sont montrés capables de produire plus d'une centaine d'essais à l'heure sur des tâches très simples de maintien de cible. Etho-touch peut être interfacé avec PRIM3D, ce qui nous permet d'identifier le singe ayant touché l'écran, mais aussi de proposer des tâches spécifiques à chaque individu. Pour l'instant nous n'avons tiré profit d'Ethotouch pour pré-entraîner nos animaux, afin de les familiariser au concept de bouton d'action (Figure 27). Bien que cette procédure semble avoir porté ses fruits, aucune mesure contrôlée n'a été jusqu'à présent réalisée afin de juger de l'efficacité d'une telle méthode de pré-entraînement par rapport à un entraînement classique. Etho-touch s'est montré aussi utile pour enrichir de manière originale l'environnement de nos animaux. En effet, ses macaques montrent un intérêt particulier dans le visionnage de vidéos impliquant des congénères (Haude and Detwiler 1976; Plimpton et al 1981; Mosher et al 2011). Nous avons proposé à nos animaux de naviguer librement sur le site internet « Youtube » afin qu'ils puissent choisir parmi les 9 vidéos proposées à la fin d'une séquence, celle qu'ils voudront visionner ensuite (Figure 28). Les animaux ont rapidement adopté le système, et cela même en l'absence de récompense. Ils visionnent une vingtaine de vidéos par jour en moyenne avant de quitter accidentellement l'interface. Ici encore, aucune de ces observations n'a été objectivée à ce jour, mais la démocratisation d'un tel dispositif pourrait s'avérer bénéfique pour améliorer le bien-être des primates de laboratoire.





**Fig. 28.** Utilisation du dispositif Ethotouch dans un but d'enrichissement. Ici, un libre accès aux vidéos du site « Youtube » est proposé aux animaux. Bien que le développement d'une interface spécialisée soit préférable, les animaux visionnent en moyenne plus d'une vingtaine de vidéos avant de quitter accidentellement l'interface de Youtube.



# **Contributions expérimentales et théoriques**

*« Une seule certitude suffit à  
celui qui cherche. »*

*Albert Camus*

# **I. Behavioral correlates of kindness in macaques**

(In peer review)

S. Ballesta<sup>1,2</sup>, J.R. Duhamel<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Centre de Neurosciences Cognitives, Centre National de la Recherche Scientifique, 69675 Bron, France.

<sup>2</sup>Département de Biologie Humaine, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne, France.

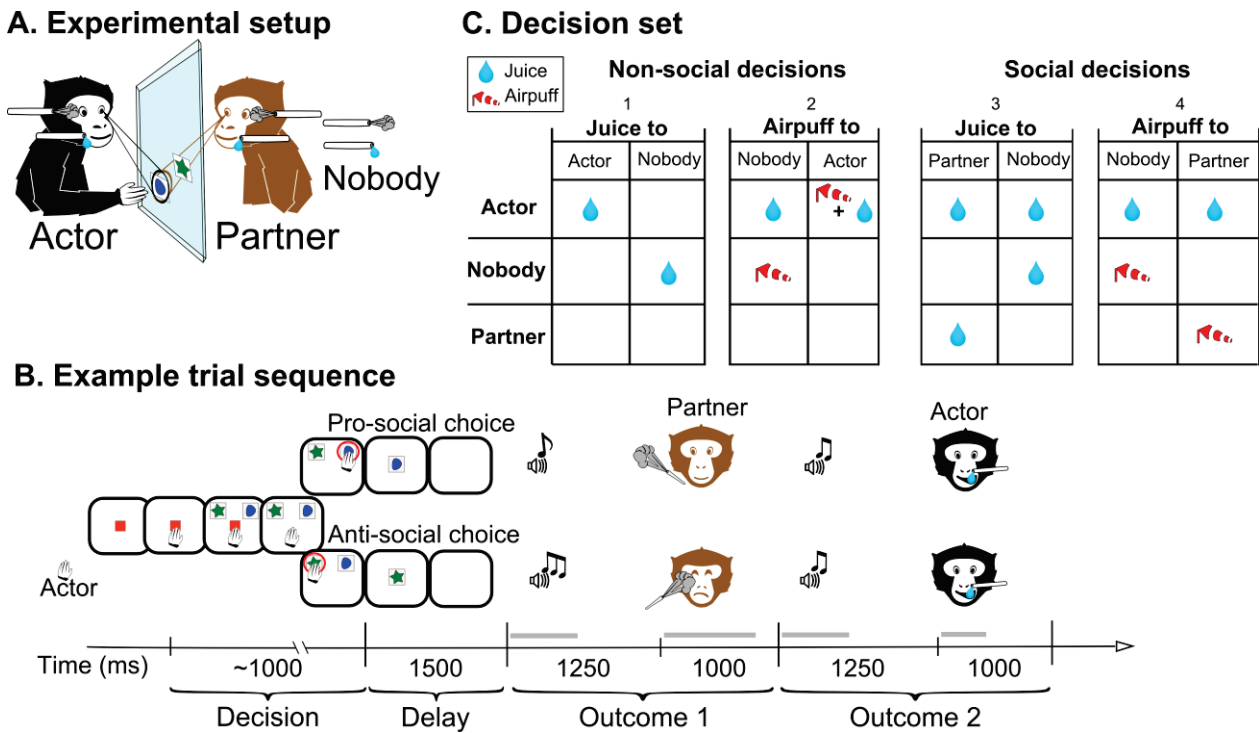
Primates live in highly social environments, where prosocial behaviors are believed to contribute to group members' fitness. However, it is not clear what motivates such behaviors during social interactions. Here, we demonstrate that macaque monkeys take into account the welfare of their peers when making behavioral choices bringing about positive (juice) or negative (airpuff) outcomes to a monkey partner. Choice consistency between these two types of outcome suggests that monkeys display coherent motivations in different social interactions. The tendencies to refrain from causing unnecessary harm to self and to others were correlated, in agreement with an empathy-based mechanism. Furthermore, unique behavioral markers predicted decisional tendencies: benevolence was associated with enhanced mutual gaze and empathic eye blinking, whereas indifference or malevolence was associated with lower or suppressed such responses. We propose that social affiliation and sensitivity to other's emotional state sustain prosocial behaviors in primates.

## **Introduction**

Animal sociality encompasses a broad range of behaviors presumed to influence social bonds and promote group cohesion (Cheney et al 1986; Fraser and Bugnyar 2010; Bartal et al 2011; Atsak et al 2011; Ben-Ami Bartal et al 2014; Ostojic et al 2013). Although higher forms of altruism, such as costly care of unknown individuals or donations to charity, may require uniquely-human mentalizing and moral reasoning abilities, much evidence supports an evolutionary continuity in the motivational and affective mechanisms that regulate attachment and affiliation (Decety 2011; Preston and De Waal 2002; de Waal 2012; Batson 2009). In non-human primates, the ubiquitous social play, grooming behavior, and their hormonal correlates suggest an ability to conceive what is pleasant or unpleasant for others (Keverne et al 1989; Shimada 2006; Shutt et al 2007b). Pioneering experimental studies have shown that macaques can perceive and seek to alleviate their peers' distress (Masserman et al 1964; Miller et al 1966) and more recent studies have shown emotional contagion in rodents and its promotion of helping behaviour (Atsak et al 2011; Bartal et al 2011; Ben-Ami Bartal et al 2014). However prosocial behaviours, especially in non-human primates, have yet to be linked directly to their postulated underlying cognitive and emotional mechanisms. In particular, it is not known whether a common social motivation drives social behaviour across different contexts, such as procuring food or avoid harming a conspecific. Different theories have emphasized the role of proximate affective mechanisms in shaping behaviour mainly through social reinforcement (Decety 2011; Preston and De Waal 2002; de Waal 2012; Jackson et al 2005; Gallese 2007). For example, it has been proposed that matching a peer's affective state to one's own prior or current state might be involved in social decision-making (Preston and De Waal 2002). However, such a mechanism has never been veritably investigated in non-human primates as no studies have yet attempted to relate empathy-driven behavior to subjective

experience with noxious stimuli or to behavioural markers of vicariously-induced affective states.

We investigated the motivational and emotional bases of prosocial behavior through social decisions, asking whether macaque monkeys take into account the welfare of others when making choices leading to positive or negative outcomes upon others. Specifically, we sought to determine whether their social motivation is (a) consistent for different outcome valences, (b) depends on their appraisal of similar outcomes to self and (c) is predicted by their sensitivity to a peer's emotional state. Pairs of animals sat face to face and made forced-choice decisions by manually touching one of two visual cues that were back-projected on transparent touch-sensitive panels (Fig I.1A). The selection of a given cue conditioned the subsequent delivery of a combination of outcomes (Fig I.1B-C). Social decisions consisted, for a monkey "actor", in choosing between a given outcome, either a drop of juice or an airpuff delivered close to the eyes, to a monkey "partner" versus the same outcome to nobody. Depending on outcome valence, "nobody" was materialized by a drop of juice visibly falling into an empty container, or by an airpuff being delivered in an empty space. From the actor's perspective, sensory events associated with partner and nobody outcomes were similar in every respect, except for their impact on the partner monkey. Choosing one or the other option did not impact on the outcome to the actor monkey, who received a constant juice reward for touching one of the cues. Non-social decisions were interleaved with social decision in order to estimate the subjective value of juice and airpuffs when experienced by these fluids-restricted monkeys. In addition, eye-tracking devices were used to record the monkeys' gaze and eye blinks as proxies of, respectively, social interaction and emotional reactivity.



**Fig I.1. Task design.** **(A)** *Experimental setup.* Two monkeys (actor in black, partner in light brown) were positioned face-to-face on either side of transparent touch panels on which visual stimuli were virtually projected. Both animals could see the images and observe each other at all times. Tubes positioned near the mouth and the eyes allowed delivering juice and airpuffs, respectively. Additional tubes delivered juice and airpuffs to nobody. **(B)** *Decision set.* Non-social decisions ensured that the monkey actor chose to grant itself juice (Offer 1) and to avoid the airpuff (Offer 2). Social decisions allowed evaluating prosocial tendencies in regards to the same appetitive (Offer 3) and aversive (Offer 4) outcomes for the partner. For non-social decisions involving airpuffs and for social decisions, the actor was rewarded with a drop of juice regardless of the chosen option, so as to maintain sufficient motivation to perform the task. **(C)** *Sample trial sequence.* A colored square target was turned on to instruct the monkeys as to their role (actor or partner) in the current trial. During the decision phase, the actor first touched the target square, triggering the appearance of two cues. Next, the monkey indicated its choice by touching one of the two cues. During the delay, the unchosen target was extinguished and the chosen target reappeared at the center of the screen to confirm which option had been selected. Lastly, the partner's and actor's outcomes were delivered, each one preceded by a unique 500ms-long warning tone.

## **Materials and methods**

### *Animals*

Four non-kin but group-housed juvenile male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) (aged 3+/-0.15 years, weight 5.7+/-0.8) with well-characterized social status and interaction patterns were used as subjects. They were housed as a mini-colony in a large enclosure (15m<sup>3</sup>) that allow direct physical interaction but also allow isolating the monkeys when needed through a system of sliding partitions. When isolated, the monkeys could communicate visually and vocally at all times. Animals were fed with monkey chow, fresh fruits and vegetables and placed under water restriction with one day of free access to water each week. The cages were enriched with different toys or substrates that promote social play, curiosity, object manipulation and foraging. Three rhesus macaques (*Macaca mulatta*), two males and one female, aged 14, 16 and 14 years and weight 8.8, 11.8 and 5.6 kg) were also used.

### *Surgery*

All experimental procedures were approved by the animal care committee (Department of Veterinary Services, Health & Protection of Animals, permit number 69 029 0401) and the Biology Department of the University Claude Bernard Lyon 1, in conformity with the European Community standards for the care and use of laboratory animals [European Community Council Directive No. 86–609]. During a single sterile surgery performed under isoflurane anesthesia, animals were prepared for implantation of a head-restraint device to allow eye tracking. The monkeys will be then left to recover for at least one month with the proper antibiotic coverage, and pain-relievers were given as needed.



### *Behavioral Procedures*

Experiments were conducted in a semi-dark room. Two monkeys were seated in a primate chair, facing each other but separated by two transparent touch-sensitive panels mounted back to back (Fig I.1A). The setup was designed to allow the two monkeys to interact visually with each other and to make behavioral choices using the touch panel interface. Each monkey had a feeder tube placed near its lips to deliver finite quantities of juice, using a gravity-based solenoid device (Crist Instruments). Discrete air puffs (4 bars, 800msec) could also be delivered close to the monkeys' left or right eye through a tubing system connected to solenoid device and pressure gauge. Each animal's eye position was monitored using two Eye-Trac 6 (ASL, Bedford MA) infrared video eye trackers (200-Hz sampling rate). Using a video projector and two semitransparent mirrors (Beam splitter, 30% Reflection, 70% transmission, Edmund optics Inc.), the same visual stimuli were virtually projected in the visual plane of the two touch panels. Every trial began with the appearance of a central square target, the color of which specified which monkey was to be the actor (Fig I.1B). In the decision phase, this monkey had to touch and hold this target, triggering the appearance, 500 msec later, of two visual cues at randomly selected locations on the screen. Each cue shape was associated with a unique set of outcomes to the actor, the partner or nobody. 500 msec after the onset of the cues, the square target was extinguished, prompting the monkey to make its choice by touching the corresponding cue. During the delay phase, the unchosen cue was extinguished and the chosen target reappeared at the center of the screen for 500ms to confirm the actor's choice. Monkeys waited further 1000msec to enter into the outcome sequence. The partner's (or nobody's) outcome was delivered first, preceded by a warning tone. The actor's outcome was delivered next, also preceded by a tone. The two monkeys alternated as actor and partner on successive blocks of 30 seconds. Different outcome pairs were presented on successive trials from a pre-defined set of 4 possible offers (Fig I.1C), in randomly interleaved order. To facilitate learning of the association between a given cue shape, blue LEDs were attached to

the juice reward tube and white LEDs to airpuff tubes. The LEDs were turned on simultaneously with the opening of the solenoids. In addition, a specific 500ms-long sound was also played 1250ms before the onset of each outcome event. Unique sets of visual and auditory cues were associated with the outcomes delivered to each monkey. Visual cues were equalized for luminance and sound cues for intensity using Matlab R2010 (The Mathworks, Inc). Behavioral control and visual displays were under the control of PCs running the REX/VEX system (Hays et al 1982). All analog and digital data were logged and synchronized using Spike2 (Cambridge Electronic Design).

During the experiments, monkeys were maintained under fluid control. Extra fluid and fruits could be given as needed at the end of each day to maintain proper fluid balance. Because the experiments were conducted over a period of several months, daily fluid intake was adjusted as needed to maintain an optimal motivation level.

### *Data analysis*

Choice data (14 dyads, > 30000 individual decision trials) and oculomotor signals were analyzed using custom scripts written in Matlab R2010. Choice preference was computed as a simple proportion:  $(\text{Choice1}/(\text{Choice1}+\text{Choice2}))-0.5$ , such that a ratio of 0 corresponds to the point of indifference between the two options. Session-by-session variations in choice behavior were used to analyze the correlations between preferences in different decision contexts. Choice preference scores were arcsine transformed to compensate for skewness of proportion data distribution. Eye position traces from one eye of each monkey were filtered and smoothed, and used to compute social gaze epochs. Eye blinks detected by the eye tracker were also smoothed and logged as blink events if lasting longer than 50ms. The data thus obtained were plotted using custom software and statistical analyses were conducted on temporal windows of interest.

### *Automatic and manual home cage social interaction assessment*

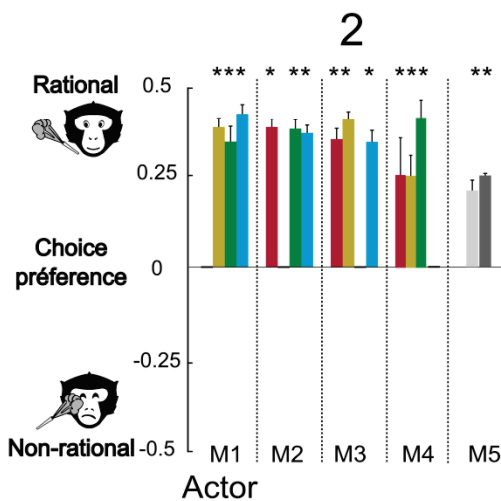
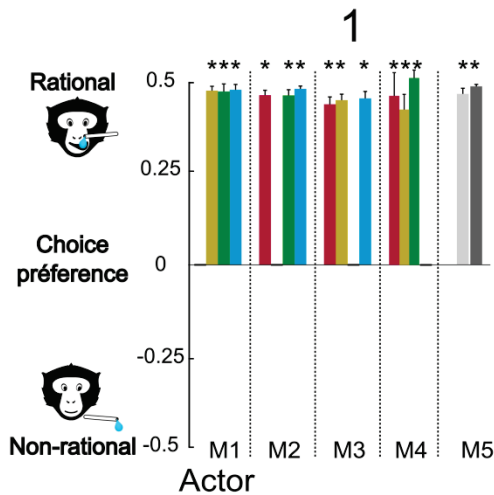
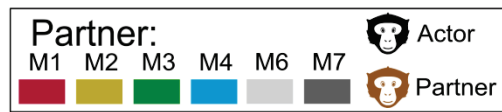
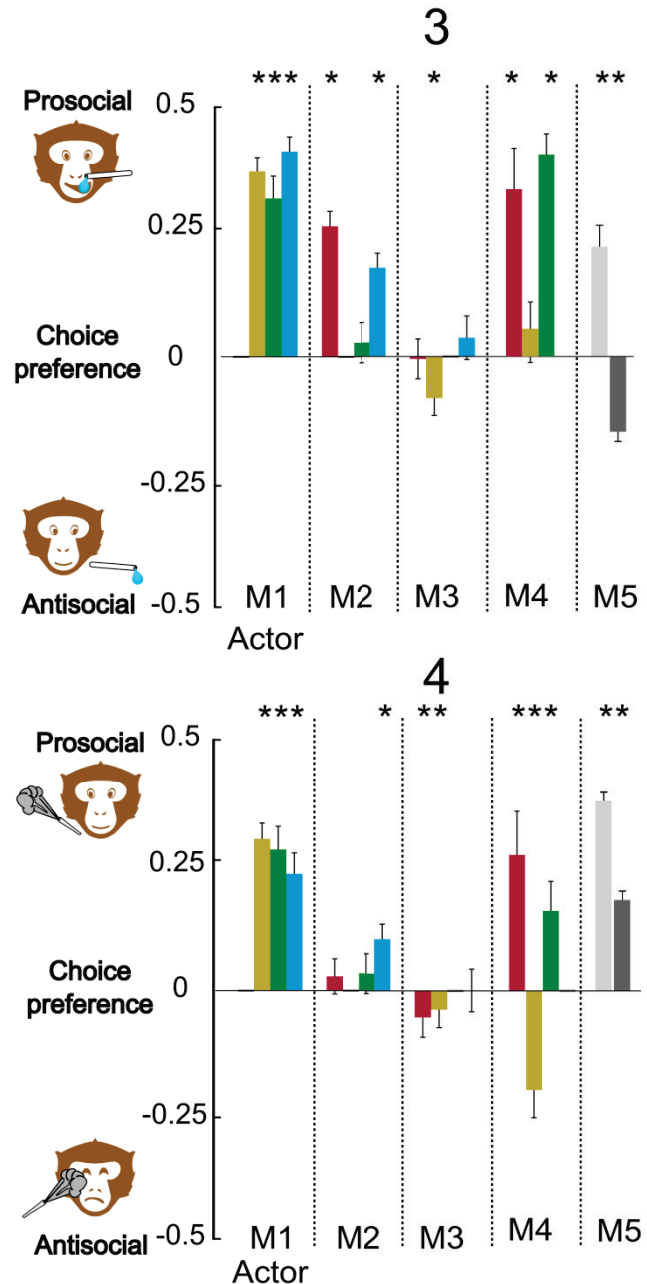
We used a custom-designed multi-camera 3D tracking system (Ballesta et al 2014) to record and monitor the behaviour of primates in their living space. This system can track the location of multiple animals in real-time, provided they are wearing a unique color marker (restraining collar or head-post). Animal positions (X, Y, Z) were estimated by triangulation from the set of image coordinates of their respective color targets when viewed by at least 2 cameras. Measurements for 4 animals and 1 colored toy were taken simultaneously at 15 Hz rate, with a nominal spatial accuracy of 1 cm. Toy manipulation was used to assess the hierarchy within the group. Position recordings were then processed to derive animal relevant behavioural measurements such as the proximity with a peer. Rate and direction of allo-grooming behavior was scored manually from raw video-recordings.

## **Results**

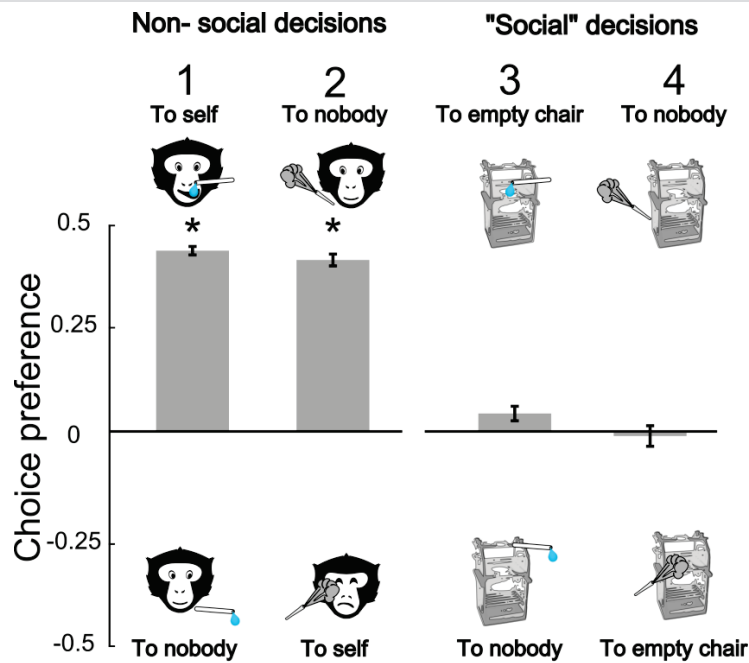
### *Social and non-social decisions*

Results were analysed for fourteen dyads (Table 1) in which the monkey actor made rational non-social decisions i.e. chose to both acquire juice and avoid airpuffs (Fig 1.2A). The dyads were formed of all pairings between four juvenile long-tailed macaques (M1-M4) housed as a mini-colony. Two additional dyads of rhesus macaques (M5 with M6 and M7) we also tested. Non-parametric tests (Wilcoxon signed-rank) were used to determine whether choices made by the actor differed significantly from indifference (mean preference score = 0.0 on Fig 1.2) between the two options. Our findings show that prosocial tendencies predominated over indifferent and antisocial ones (resp. 8, 4 and 2 for juice outcomes and 8, 3, and 3 for airpuff outcomes, significantly prosocial and antisocial decisions:  $p < 0.05$  or better), but individual monkeys exhibited different patterns of social decisions. One monkey (M1) displayed consistent prosocial choices with all of its partners, while all other animals showed a pattern of prosocial, antisocial or indifferent choices which

depended on partner identity and outcome valence (Fig I.2B). Furthermore, with a few exceptions (e.g. M2 toward M1 or M5 toward M7), in a majority of dyads (10/14) the monkey actor showed consistent choice tendency toward its partner for appetitive and aversive outcomes. As a check for possible uncontrolled factors in the experimental setup biasing the monkeys' decisions, we ran a number of sessions with monkey actors facing an empty primate chair and found that their choices did not depart from indifference while non-social decisions remained unchanged (Fig I.3). An analysis of session-to-session variations in choice preferences reveals some of the motivational processes at play in social decision-making. Consistent with the individual subject results, we found a significant correlation between the tendencies to provide a pleasant stimulus to one's partner and to withhold an unpleasant one (long-tailed macaques: Fig I.4A,  $R=0.56$ ,  $p<0.001$ ; rhesus macaques: Fig I.5B,  $R=0.45$ ,  $p<0.01$ ). Consequently, monkeys' social tendencies could be characterized as "benevolent", when significantly choosing mostly the prosocial options, "indifferent", when choosing about equally the prosocial and antisocial options or "malevolent", when choosing more often the antisocial options. A particularly relevant question with regard to proximal mechanisms of decision making about aversive events is whether social choices are evaluated based on subjective experience of similar outcomes. We found that this was indeed the case in benevolent monkeys who showed a positive correlation between the tendencies to avoiding sending an airpuff to their partner and to self (long-tailed macaques: Fig I.4B,  $R=0.28$ ,  $p<0.01$ ; rhesus macaques: Fig I.5A,  $R=0.35$ ,  $p<0.05$ ). It should be noted that monkeys were rarely as prosocial toward their partner as they were rational in their non-social choices. Interestingly however, monkey M5 refrained from delivering an airpuff to M6, its female grooming partner, significantly more than to itself (Permutation test  $p<0.05$ ), suggesting that observing another's discomfort can sometimes be even more aversive than actually experiencing it. Together, these results are consistent with an empathy-like mechanism underlying prosocial decisions to avoid harming others.

**A. Non-social decisions****B. Social decisions**

**Fig I.2. Choice preferences.** Data are presented for M1-5 as actor and M1-4 and M6-7 as partner, M1-4 were male juvenile long-tailed macaques, M5-7 were adults rhesus macaques, M5 and M7 were males and M6 was a female. Mean preference scores for each monkey pair across all experimental sessions were computed as  $(\text{Choice1}/(\text{Choice1}+\text{Choice2}))-0.5$ . \* indicates a significant preference for one of the two options (Wilcoxon signed-rank test  $p < 0.05$  or better, error bars represent s.e.m.). **(A) Non-social decisions.** Positive values indicate rational decision-making, i.e. preference for granting juice (Offer1) and avoiding airpuff (Offer 2) to self. **(B) Social decisions.** Positive values indicate prosocial decision-making, i.e. preference for granting juice (Offer 3) and avoiding airpuff (Offer 4) to the partner.



**Fig I.3. Control experiments in which monkey actors performed the choice task facing an empty non-human primate chair instead of an actual partner.** *Non-social trials were unaffected as monkeys chose to procure themselves juice and to avoid airpuff. On pseudo-social trials, monkeys chose indifferently between outcomes to nobody and to the empty-chair. Bar represented the average of 16 sessions performed by monkeys M1-3.*

**Table 1.**

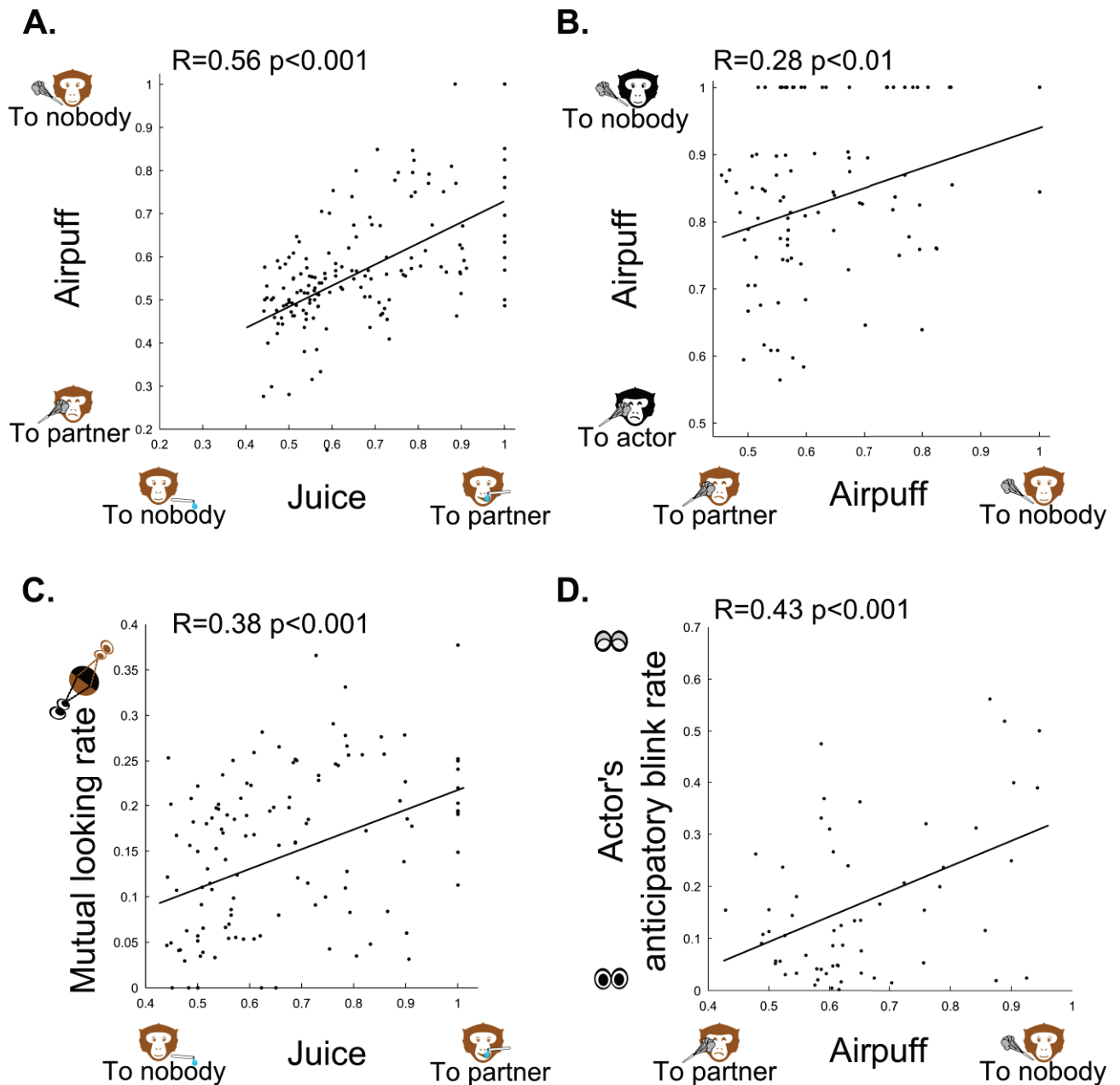
**A. Cynomolgous monkeys**

Actor\Partner	M1	M2	M3	M4
M1		12 sessions 653±4 trials/offer	10 sessions 327±13 trials/offer	11 sessions 454±23 trials/offer
M2	25 sessions 806±22 trials/offer		14 sessions 626±32 trials/offer	29 sessions 1019±12 trials/offer
M3	14 sessions 606±10 trials/offer	13 sessions 286±20 trials/offer		16 sessions 534±20 trials/offer
M4	4 sessions 100±5 trials/offer	7 sessions 267±19 trials/offer	6 sessions 238±12 trials/offer	

**B. Rhesus monkeys**

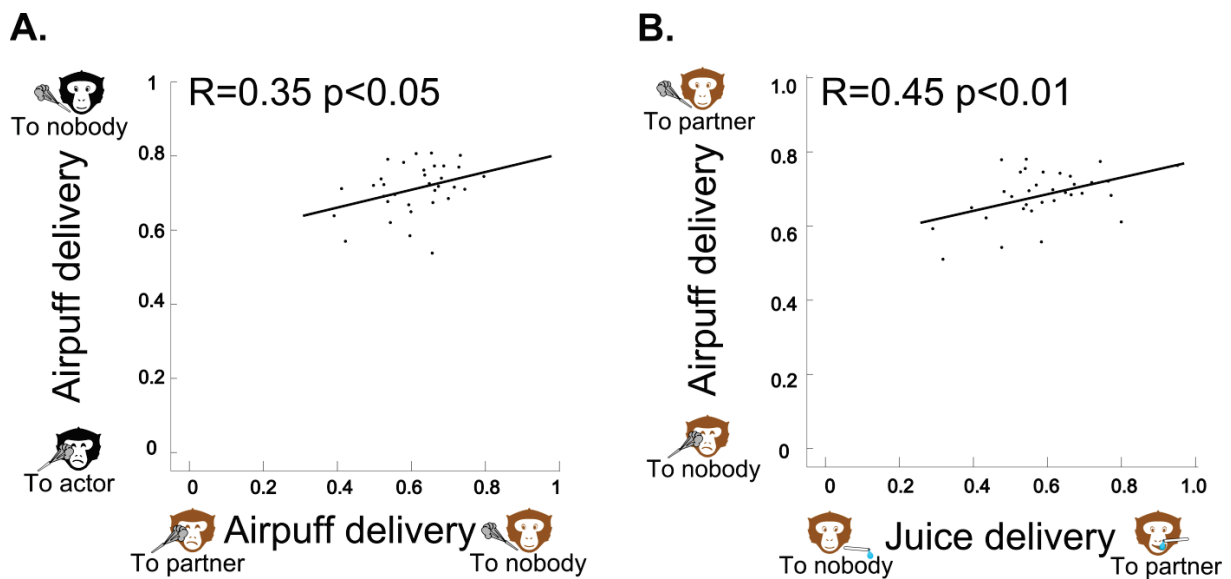
Actor\Partner	M6	M7
M5	31 sessions 1567±19 trials/offer	2 sessions 201±5 trials/offer

**Table 1.** *Number of sessions and mean number of trials completed. Trials per offer represent the mean number of trials performed for each of the 4 choice offers (two non-social and two social). Text color indicates the social tendency of the actor in front of each partner: benevolent = green, indifferent = blue, malevolent = red and mixed = black.*



**Fig I.4. Correlation analysis of session-by-session variations in choice preferences and oculomotor behavior.** (A) Rates of juice granting to other and airpuff avoidance to other,  $R=0.56$ ,  $p<0.001$  ( $n=161$  sessions). (B) Rate of airpuff avoidance to self and to other for benevolent actors,  $R=0.28$ ,  $p<0.01$  ( $n=97$  sessions) (C) Rate of juice granting to other and mutual gaze time,  $R=0.38$ ,  $p<0.001$  ( $n=123$  sessions). (D) Rate of airpuff avoidance to other and anticipatory blink frequency for benevolent actors. Only the sessions with the presence of anticipatory blinks were used,  $R=0.43$ ,  $p<0.001$  ( $n=63$  sessions). The smaller sample in D than in B and in C than in A is mainly due to removal of sessions when the eye signal was of insufficient quality; inclusion of these contentious sessions generated smaller but nevertheless significant correlations.





**Fig I.5 (A)** Airpuff avoidance to self correlates with airpuff avoidance to other ( $R=0.35$ ,  $p<0.05$ ,  $n=33$  sessions, scores arcsine transformed and normalized) **(B)** Juice granting to other correlates with airpuff avoidance to other ( $R=0.45$ ,  $p<0.01$ ,  $n=33$  sessions, scores arcsine transformed and normalized).

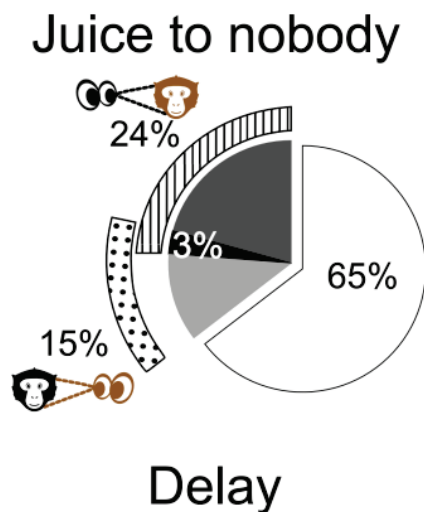
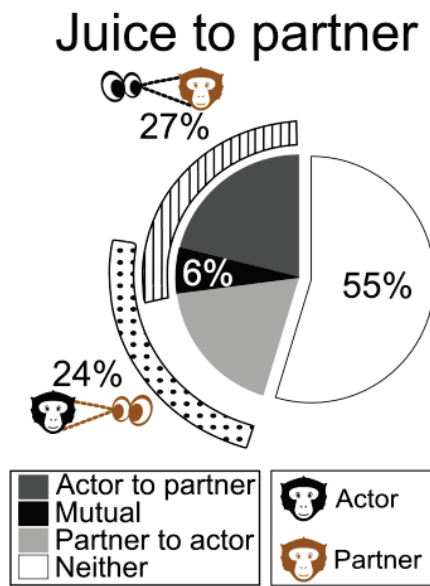
### Social gaze

We analyzed social gaze of long-tailed macaques by defining a region of interest (ROI) within each monkey's field of view, encompassing the face of the other animal and corresponding to ~15% of the visual field. Social gaze was defined as the percentage of time a monkey fixated into this ROI, and mutual gaze as the percentage of time the gaze of both monkeys coincided. Social gaze increased during the delay period and was enhanced on trials in which the actor chose to grant juice to the partner, as compared to nobody (Fig I.6A, permutation test  $p<0.05$ ). The difference in social gaze between pro- and anti-social trials was particularly marked for the partner monkey indicating that it was aware of the consequences associated with each of the actor's decisions. When both monkeys' social gaze increases, the probability of gaze coincidence is logically expected to increase as well. However, if mutual looking is an actively controlled social interaction (i.e. if monkeys deliberately chose to sustain or avoid each other's gaze), then its occurrence might be expected to be different than predicted by chance. This hypothesis was tested using a

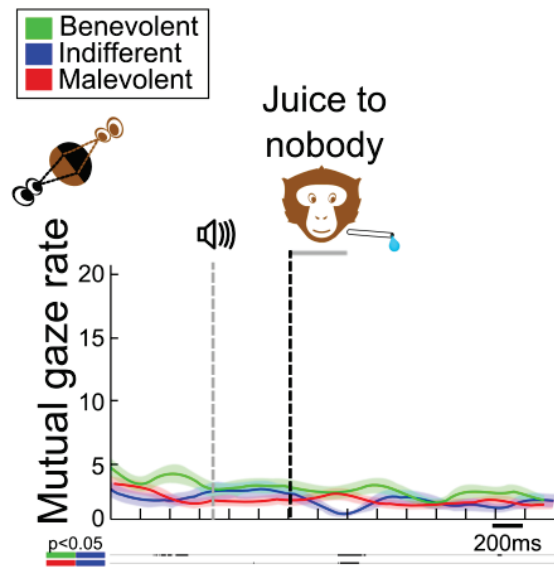
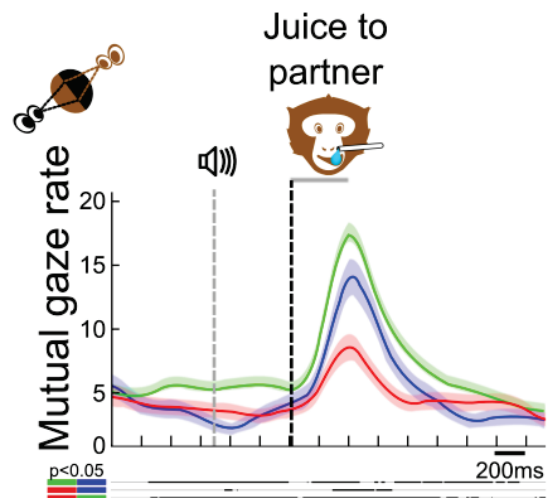


bootstrap analysis of social gazes to compute the distribution of chance-expected mutual gaze rates. For every trial in the data set, actual mutual gaze rate was then compared to its theoretical distribution, and considered to be below or above chance if it was respectively inferior or superior to a confidence interval set at  $p < 0.05$  (two-tailed test). For more than 70% of trials, mutual gaze rates could not be explained by random intersection of the actor's and the partner's social gaze (Fig I.6B). Interestingly, when the actor chose to grant juice to its partner, the proportion of trials with above-chance and below-chance mutual gaze rates respectively increased and decreased, as compared to when the actor withheld juice from its partner. This suggests that on prosocial trials, both animals tended to exhibit lesser social intolerance, and actively sought to interact with each other through gaze. Furthermore, we found that prosocial choice and mutual gaze rates were positively correlated on a daily basis, i.e. the more the actor was inclined to grant juice to its partner, the higher was the mutual gaze rate (Fig I.5C,  $R = 0.38$ ,  $p < 0.001$ ). Mutual gaze also distinguishes different actors' social decision-making profiles: inspection of mutual gaze time course shows that it anticipates and is highest during juice delivery in dyads that include a benevolent actor (Fig I.6C, permutation test,  $p < 0.05$ ). The significance of eye contacts is ambiguous and likely to be context-dependent. For instance, it is generally threatening for macaques during negative social interactions. Here, we find that it is correlated with prosociality in the context of juice allocation, suggesting that mutual gaze could express a form of positive social interaction. There is a wide acceptance that social grooming is rewarding and closely related to affiliation (Cheney et al 1986; Shutt et al 2007b). In order to test whether enhanced mutual gaze following prosocial decisions could similarly signal a rewarding affiliative experience, we tested a possible association between these two behaviors. Consistent with this hypothesis we found a significant positive correlation between mean normalized mutual gaze rate between all monkey pairs and the percentage of time actors spent grooming their partners in their home cage (Fig I.10C,  $R = 0.82$ ,  $p < 0.001$ ).

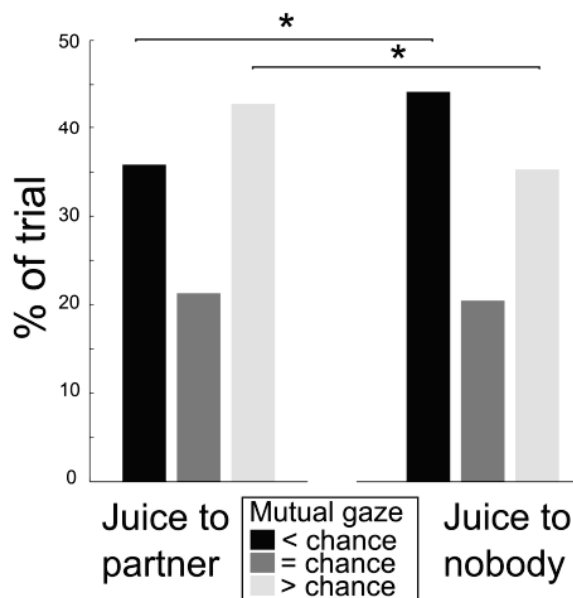
## A. Social gaze rate



## C. Mutual gaze time course

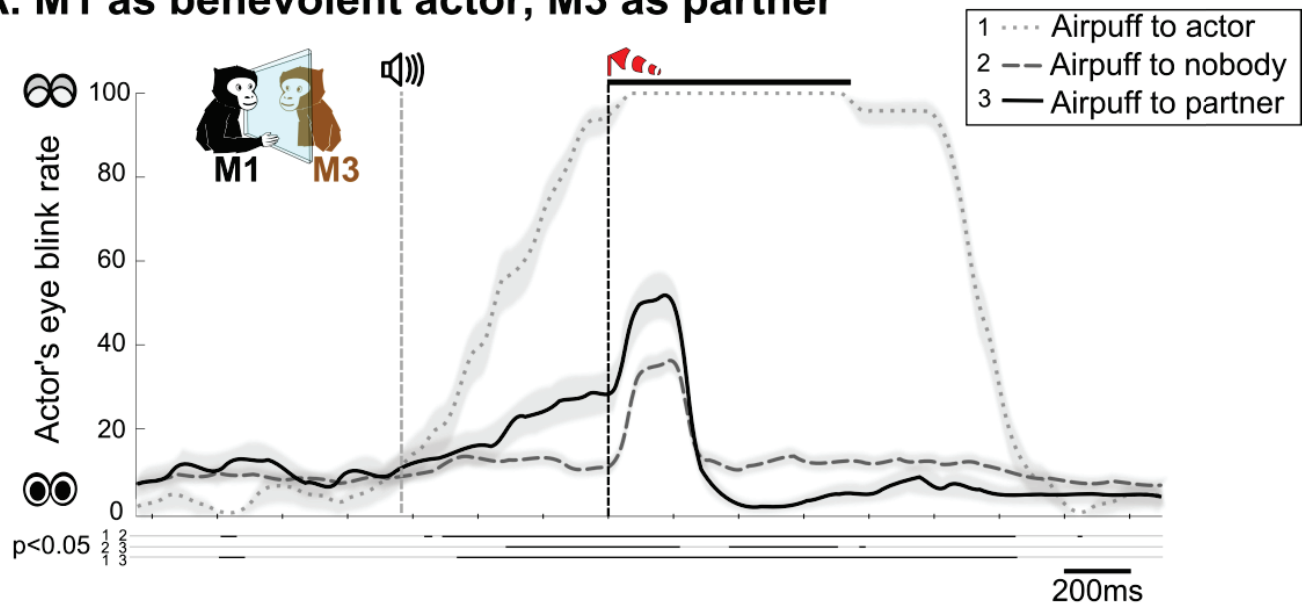


## B. Gaze statistics

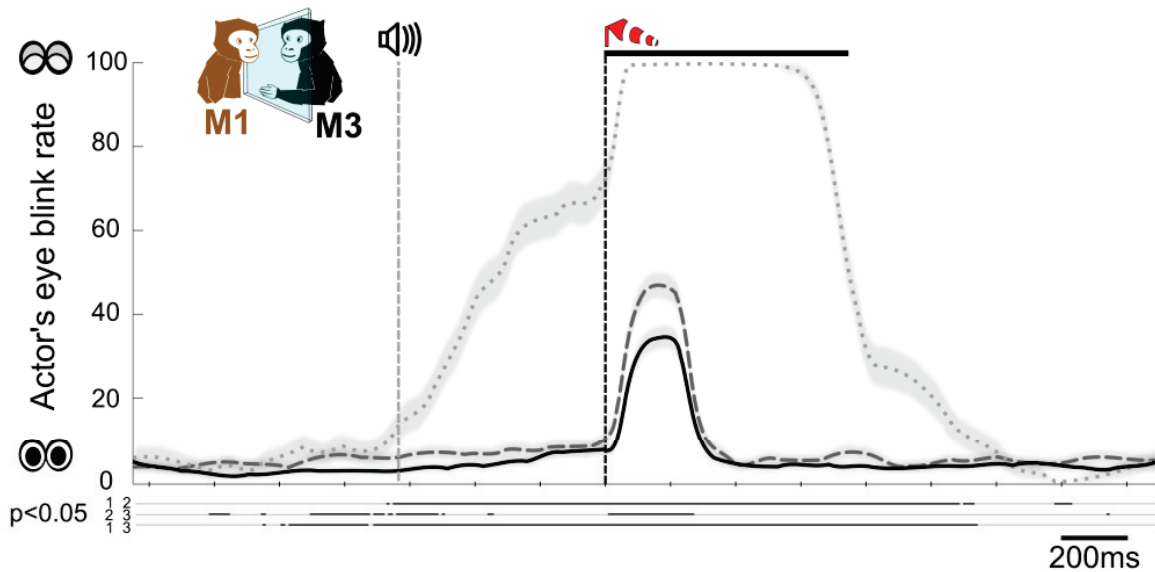


**Fig 1.6. Gaze behavior of actor and partner during social decisions.** (A) Pie charts of mean gaze distribution of all monkey pairs computed during the delay interval that followed decisions to grant juice to the partner (top) or to nobody (bottom) (Offer 3). Hatched and dotted arcs represent total social gaze of the actor and partner, respectively. (B) Results of single trial analysis of gaze coincidence. The statistical procedure (see main text) allowed to classify mutual gaze rate in each trial as  $<$ ,  $=$  or  $>$  chance intersection of the two monkeys' gaze within the face ROI. (C) Time course of mutual looking rate for the different social decider profiles for juice to partner (top) and juice to nobody (bottom) choices. Thick lines below the plot indicate significant pairwise differences (permutation test,  $p < 0.05$ ); shading overlays on the traces represent s.e.m.

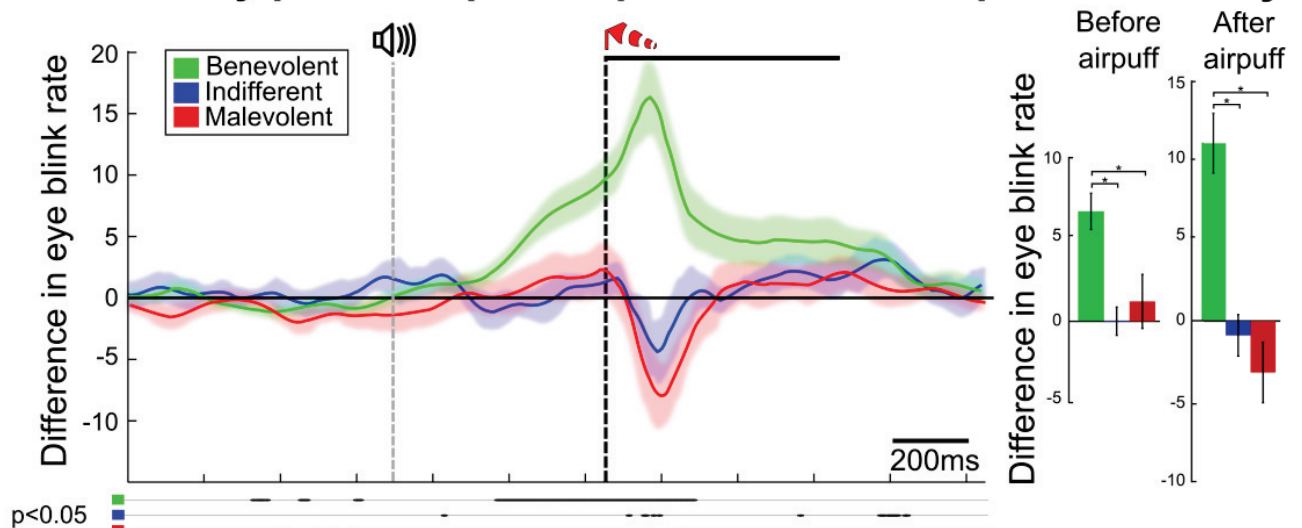
### A. M1 as benevolent actor, M3 as partner



### B. M3 as malevolent actor, M1 as partner



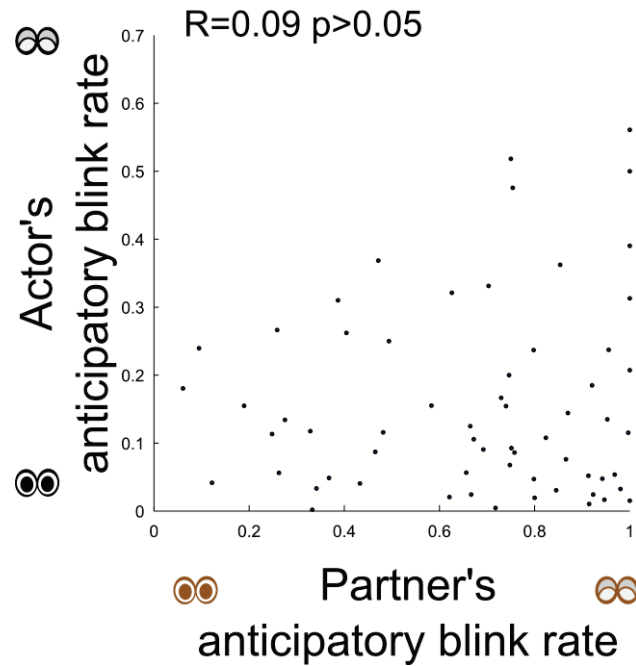
### C. All monkey pairs: Airpuff to partner minus airpuff to nobody



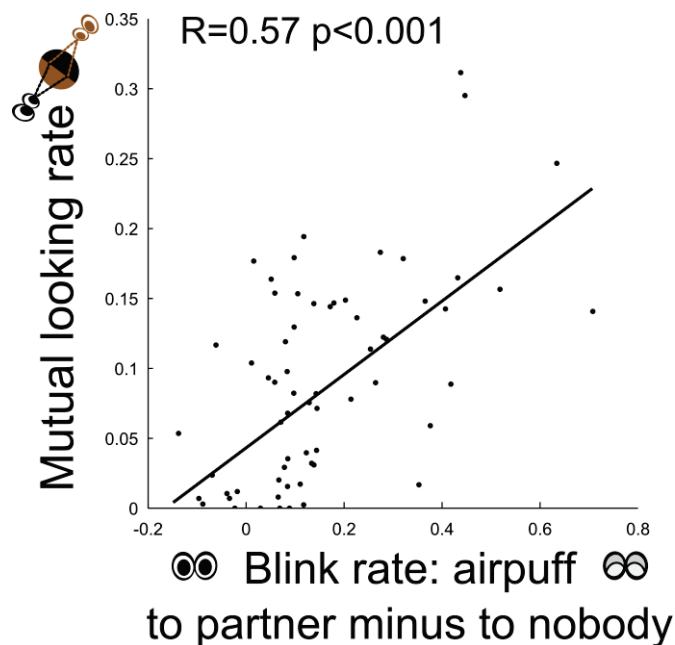
**Fig I.7. Monkeys' eye blink behavior when experiencing and when observing an airpuff.** (A) Time course of mean eye blink rate in the outcome phase for benevolent actor M1 in the M1-M3 dyad, when the actor, the partner or nobody received an airpuff. (B) Time course of mean eye blink rate for the malevolent actor M3. Both plots show that the strongest eye blink response is to an airpuff to self. Both actors also reacted with an increase in blink rate to the delivery of an airpuff to nobody. However, relative to the latter blink response, M1 anticipated and overreacted to an airpuff to the partner while M3 underreacted to this event. Thick lines below the plots indicate significant pairwise differences (permutation test,  $p < 0.05$ ); shading overlays on the traces represent s.e.m. (C) Net effect on blink rate of observing the partner receiving an airpuff, computed as the difference curve [airpuff to partner – airpuff to nobody] for benevolent, neutral and malevolent actors; shading overlays on the traces represent s.e.m. Bar graphs show mean blink rate differences computed 300 ms before and after airpuff delivery. # indicates significant increase or decrease in blink rate (Wilcoxon signed-rank test  $p < 0.05$ ), \* indicate significant pairwise differences (Wilcoxon rank sum test  $p < 0.05$ ), error bars represent s.e.m.

### *Eye blinks*

A large increase in eye blinking rate was recorded in the actor monkey when occasionally delivering itself airpuffs (up to 21% of non-social decision trials, Fig.I.7A, B, dotted curves). This response reached significance (permutation test,  $p < 0.05$ ) around the onset of the warning tone, indicating that monkeys anticipated this aversive event. Interestingly, observing an airpuff being delivered to the partner was also associated with a change in blink rate, but this depended on the actor's social decision tendency (Fig.I.7A, B, solid curves). Monkey actors exhibiting benevolent decision-making showed an enhanced blink response to the partner's airpuff (Fig.I.7A, C,  $p < 0.05$ ). This response was smaller than during an airpuff to self ( $p < 0.05$ ), but significantly higher than during an airpuff to nobody ( $p < 0.05$ ). By contrast, when exhibiting indifferent and malevolent tendencies, actors respectively did not react or, surprisingly, underreacted ( $p < 0.05$ ) to an aversive stimulus upon their partner. Finally, only benevolent actors anticipated significantly the airpuff delivered to the partner through an increase in blinking rate and session-by-session variations in anticipatory blinking correlated positively with prosocial choice rates (Fig.I.5D,  $R = 0.43$ ,  $p < 0.001$ ). Logically, on these trials the partner also showed anticipatory blinks, raising the possibility that the actor's behavior was essentially reactive, matching that of the partner. However, no correlation was found between actor and partner blink rates (Fig.I.8.  $R = 0.09$ ,  $p > 0.05$ ), suggesting the actor's blinking was internally triggered by a prediction of the upcoming event, rather than by external cues. Overall, these results argue for eye blinking as a meaningful indicator of monkeys' emotional sensitivity to others' wellbeing. Mutual gaze and eye blinking thus provide two windows into a monkey's internal affective state as it evaluates the consequences of its social decisions. As both are modulated in accordance with the animals' social tendencies, it could be hypothesized that these two oculomotor behaviors share a common motivational basis. Results in Fig.I.6 indeed show that, for benevolent actors, mutual gaze in the context of juice allocation and eye blinking in the context of airpuff avoidance are strongly correlated ( $R = 0.57$ ,  $p < 0.001$ ).

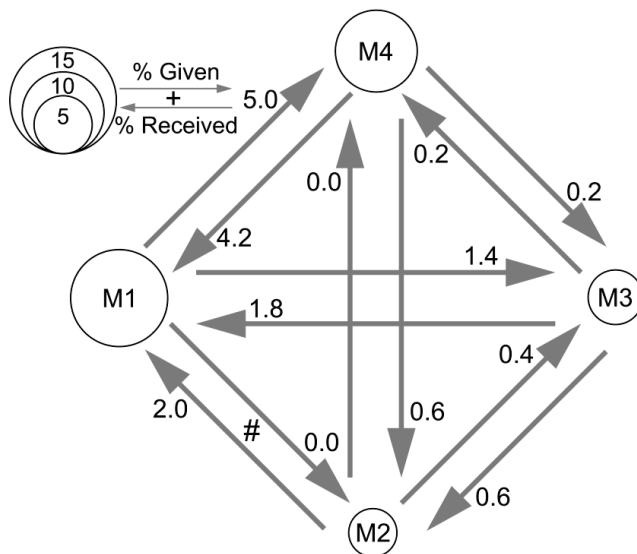


**Fig I.8. Correlation between actor's and partner's anticipatory blink rate when the partner was about to receive an airpuff.** *The lack of a significant correlation indicates that monkey actors' response to observed airpuff is not proportional to partner's expression of discomfort (n=63 sessions).*

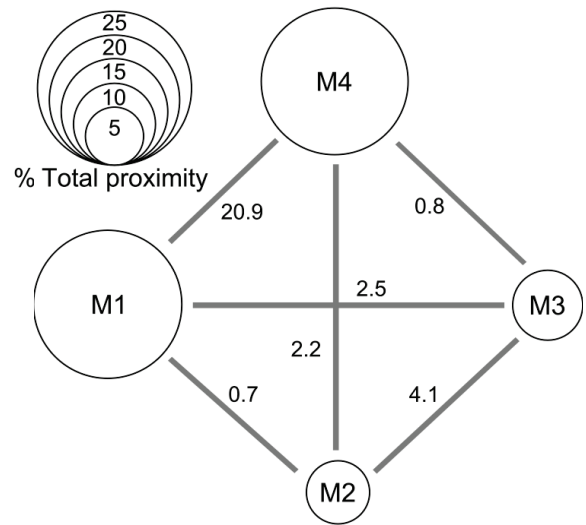


**Fig I.9. Session-by-session variations in behavioral markers of prosocial tendencies in benevolent monkeys.** *Mutual gaze rate was positively correlated to eye blink frequency (computed as airpuff rate to partner minus airpuff rate to nobody).  $R=0.57$ ,  $p<0.001$  (n=63 sessions).*

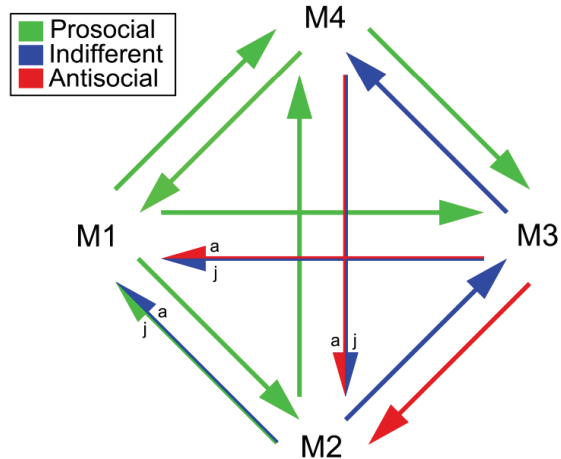
### A. Social grooming (% of total time)



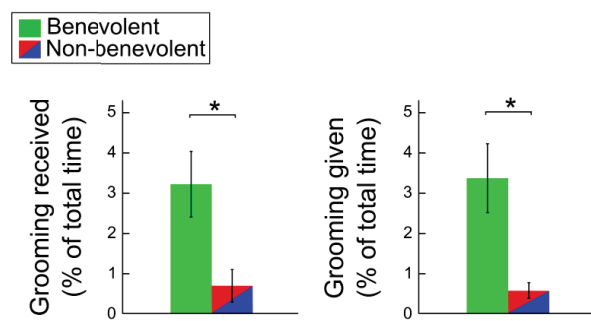
### B. Passive proximity (% of total time)



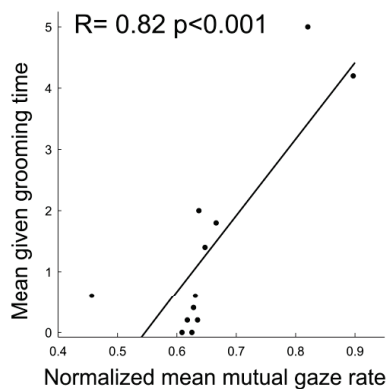
### C. Social decision network



### D. Social tendencies and grooming time



### E. Mutual gaze and grooming time





**Fig 1.10. Social affiliation structure of the mini-colony of long-tailed macaques and relations to their social decision-making tendencies. (A).** *Social grooming network. Circle diameter is proportional to the total percentage of time (in a 3-hour cycle) spent in allo-grooming activity (given and received) by each monkey. Arrow show directionality of grooming and numbers next to the arrow the percentage of time dedicated to grooming a given partner. (B).* *Proximity network. Circle diameter is proportional to the total percentage of time spent in passive proximity to other monkeys (net proximity computed as: [total proximity] – [total given grooming + total received grooming]. Line segments and numbers represent the breakdown of this variable as a function of monkey dyad. (C).* *Schematic of the social decision network based on data from Fig. 2, allowing direct comparisons between spontaneous social behavior and decision tendencies in the laboratory. (D).* *Percentage of total time spent in allo-grooming activity for benevolent and non-benevolent monkeys as defined using social decision-making. E.* *Correlation between mutual gaze rate of monkeys in the social decision task and mean social grooming time in the home environment. Mutual gaze (MG) was normalized using the ratio:  $MG_{[juice\ to\ partner]} / (MG_{[juice\ to\ partner]} + MG_{[juice\ to\ nobody]})$ .*

*The data set includes 10 recording sessions conducted during the same period that social decision data was collected.*

### *Social network structure*

Social organization and affiliative behavior patterns of the four long-tailed macaques were assessed using manual and automatic scoring of their spontaneous interactions (Ballesta et al 2014). Group hierarchy was established using order of access to a water bottle and to novel objects (hence the attribution of the labels M1 through M4 to these monkeys, in descending social rank order, Wilcoxon rank sum test,  $p < 0.05$ ) (Varley and Symmes 1966; Chamove 1983). Social bonding was determined by computing both a proximity network (defined as interdistance  $< 30\text{cm}$ ) and a social grooming network (10 recording sessions of 3 hours each, Fig I.10A, C). These analyses highlight several characteristics of the studied macaque group: [1] Benevolent actors exchange more grooming with their partner than non-benevolent actors (Fig I.10B, Wilcoxon rank sum test,  $p < 0.05$ ).

[2] The only dyad showing mutually benevolent decision tendencies for both juice granting and airpuff avoidance involved the two monkeys who exhibited the strongest mutual grooming interactions (M1 and M4, Fig I.103A, C).

[3] The only monkey who showed benevolent decision tendencies toward all of its partners was M1, the dominant member of the group. These observations, together with the positive correlation reported above between social grooming and mutual gaze rate, suggest a degree of consistency between actual social affiliation patterns in the monkeys' living space and the social valuation process that takes place in the social decision task. The observation that the dominant member of the long-tailed mini-colony is also the most benevolent monkey is somewhat anecdotal but consistent with prior work (Massen et al 2010; Chang et al 2011).

### **Discussion**

Considering that primates generate dynamic long-term relationships and coalitions between non-kin individuals, anticipating the consequence of their behavior on the quality of future social relationships is essential. In this study, we showed that

macaques can be spontaneously inclined to act prosocially, even in the absence of explicit incentives to do so. Whichever decision was taken, the consequence to self, i.e. the “expected value”, of each option was the same: a fixed amount of juice. Thus according to a strict utility hypothesis, monkeys should not have shown a systematic choice preference: the consequence to the partner was task-irrelevant and the two monkeys did not have to coordinate their actions or adopt a joint strategy. Despite this, what happened to the partner shaped decisions a large majority of the monkey pairs tested (11/14, Fig 1.2), with a significant and consistent pro-social bias in more than half of cases. The social dilemmas that these monkeys were challenged with have no equivalence in more ecological settings, but nevertheless shed light on the cognitive and affective mechanisms underlying prosocial behavior. The unique features of the present study, particularly the combination of appetitive and aversive social outcomes, and the comparison between social and non-social decisions allowed us to address previously unresolved issues.

Prior experiments that have used appetitive (Massen et al 2010; Chang et al 2011; Horner et al 2011; Burkart et al 2007) or aversive outcomes (Masserman et al 1964) to study prosocial behavior in non-human primates raise the question of the underlying mechanisms: why do animals make generous choices or refrain from causing harm to others? The observation that monkeys chose to grant juice (or food) to a partner is offered as evidence of social motivation, but an alternative explanation is that social stimuli attract preferentially the monkeys’ attention, such that the differential saliency of the two outcomes is sufficient to positively reinforce prosocial choices. Monkeys might enjoy watching a partner eating or drinking more than waiting passively for the next trial or than seeing a drop of juice falling into an inanimate object, without necessarily being driven by a motivation to ameliorate the partner’s welfare. However, social decisions involving aversive stimuli, such as older studies that challenged monkeys to forego a food reward in order to save a partner from painful electrical shock (Masserman et al 1964), are more difficult to reconcile with a purely attentional interpretation. The present results clearly refute it, as the

monkeys did not consistently choose the outcomes that include the “social stimulus” across appetitive and aversive social decisions. The partner licking a drop of juice in the first case, or wincing in response to an airpuff in the second, were both more salient than their respective alternatives. Yet, rates of juice giving and of airpuff avoidance to the partner were correlated, which implies that the monkeys’ choice preferences must have been influenced by the social significance, not by the salience of those events, and could arise from a consistent motivation independent of outcome valence. Benevolent monkeys also showed systematic behavioral responses at the time of outcome delivery and expressed sensitivity to others’ welfare deriving from subjective experiences, as shown in the positive correlation between airpuff avoidance to self and to the partner. Hence our results further suggest that macaques’ prosocial behavior might involve an empathic mechanism.

#### *Social stimuli as vicarious reinforcers?*

The quest for proximal mechanisms of prosociality has led authors to hypothesize that prosocial behavior is shaped by the reinforcing value of certain social events. For instance, the view of a conspecific receiving a drop of juice could be experienced as a pleasant, recruit brain reward circuits and lead to a preference for the prosocial option (Chang et al 2011). Conversely, a conspecific receiving an airpuff could be perceived as unpleasant, deactivate reward circuits and negatively reinforce the antisocial option. The view that prosocial actions generate their own rewards is somewhat related to the warm glow hypothesis of human altruism: doing good makes us feel good (Aknin et al 2012; Preston 2013). Similarly, empathy theories postulates that prosocial behavior aimed at suffering individuals alleviates vicariously experienced pain (Jackson et al 2005). What is the evidence for the involvement of such mechanisms, and are these sufficient explanations of macaque prosocial decision-making? The behavioral data presented here suggests that granting juice to a partner enhances social attention and procures valuable social interaction. We also found that viewing a partner experiencing an airpuff triggers a defensive blinking

response, indicative of the negative emotional impact of the partner's discomfort upon the observer. However, the monkey's social decision-making exhibited partner selectivity, as previously observed in primates and rodents (Massen et al 2010; Chang et al 2011; Horner et al 2011; Ben-Ami Bartal et al 2014). There thus seems to be more at play than vicarious rewarding or punishing "social stimuli". Factors related to personality traits and pre-existing social bonds, as well as partner's social value as postulated by the biological market theory (Noë and Hammerstein 1994; Fruteau et al 2009) should also modulate social decision-making. These different points are discussed next.

#### *Mutual gaze as a marker of social reward*

In a social context, gaze is used both to gather information and to communicate with peers, mainly through gaze following and joint attention as well as direct eye contact (Thomsen 1974; Emery 2000; Bard et al 2005; Coss et al 2002). While performing social decision trials, monkeys showed their interest in each other through their eye movements. Social gaze started during the delay following the actor's choice, ruling out exclusively stimulus-driven responses, and was particularly enhanced in the partner monkey. In agreement with other observations (Bard et al 2005), we found that macaques actively control their social looking. Indeed, actor and partner monkeys either avoided meeting the other's gaze or sustained it more than would be predicted if their respective gaze patterns were independently generated. This is expected since, in the social environment of macaques, staring at conspecifics may be risky and its potential cost needs to be balanced with its usefulness (Coss et al 2002). We found that mutual gaze was more common in dyads including a benevolent actor, was highest following a prosocial choice, and correlated with session-by-session variations in prosocial choice rates. These results suggest that voluntary social interaction through gaze might play an important role in the experience of juice giving in macaques. The analysis of affiliative contacts in the monkeys' living environment shows that benevolent actor were more likely to be

involved in grooming interactions than non-benevolent actors. Interestingly the monkeys' engagement in social grooming correlated positively with their mutual gaze rate during the social decision experiment. These are two very different behaviors, but given that the allo-grooming is generally accepted as a mutually pleasant activity, the present correlation suggests that mutual looking following a prosocial decision is the manifestation of a positive social interaction. The vicarious reward hypothesis suggests that viewing a conspecific receiving juice might activate, through some form of mirror mechanism, the same reward circuit as an actual drop of juice. Here we propose that, rather than the mere sight of juice delivery, the social attention received from the partner and the gaze exchanges act as social rewards, promoting prosocial behavior through the monkeys' social attachment system (Preston 2013). This hypothesis is coherent with the fact that, in humans as in bonobos eating in social context seems more pleasant than eating alone (Hare and Kwetuenda 2010; Sommer et al 2013). It is also consistent with the observation that pre-existing social relationship between individual monkeys modulate social decisions, a tendency which might be evolutionary rooted as macaques display partner-dependent co-feeding tolerance (Dubuc et al 2012).

#### *Emotional empathy shapes social decision-making*

Enhanced eye blinking when watching a peer receiving an airpuff offers evidence of induced negative affect in the observer. The fact that the monkey's prosocial tendencies was related to the presence and amplitude of this physiological response further argues for the implication of vicarious mechanisms in shaping social decisions. Theories of empathy, defined here as feeling as another feels (Preston and De Waal 2002; Batson 2009), postulate that affective state prediction through shared representations serve as a proximate mechanism sustaining altruistic behaviors (Decety 2011; Preston and De Waal 2002; de Waal 2012; Gallese 2007). Our finding of similar behavioral responses to the direct experience of an aversive stimulus and to the observation of its impact upon a peer would thus appear

consistent with simulation theories of empathy. However, eye blinking is also related to the generalized startle reflex, which has been shown to be gated by affective states (Davis et al 2008; Anokhin and Golosheykin 2010). Thus, an alternative interpretation could be that anticipatory eye blinking to observed airpuffs is a form of conditioned startle response modulated by the perceived facial emotions of the partner monkey. Although both accounts imply that observing an aversive event is unpleasant for the observer and that it could negatively reinforce antisocial choices, the latter explanation is mitigated by the absence of any relation between the strength of actors' and partners' blinking response. By contrast, an empathy mechanism predicts that the evaluation of a peer's discomfort is rooted in past personal experience of similar noxious stimuli. This is what we observed in benevolent monkeys, who showed positively correlated avoidance rates between an airpuff to self in a non-social condition context and an airpuff to the partner in a social decision context.

Ethological observations of complex social behaviors such as coalition building or reconciliations (Cords 1992; Widdig et al 2000), emphasize that non-human primates actively establish and preserve preferential social relationships. Moreover, greetings rituals constitute evidence that macaques react to other's absence, suggesting a persistent mental representation and a specific need to interact with a given conspecific (De Marco et al 2011; De Marco et al 2014). This is consistent with our finding that macaques do not behave in uniformly benevolent manner, but that some individuals and social contexts are characterized by prosocial tendencies. The convergence of our measures of prosocial tendencies, online social interaction, emotional empathy and social affiliation demonstrate the existence of such internal states that coherently influence the subjective value non human primates assign to others' welfare and to their social interactions, together encouraging kindness. Although these results provide new insights into the proximal mechanisms that drive prosocial preferences, the exact biological bases of the cognitive and affective

mechanisms involved in social decision-making remains a challenge for subsequent detailed investigations.

### **Acknowledgments**

The authors of this article are grateful to Mathieu Pozzobon for assistance in animal training, Pierre Baraduc for statistical analysis support, Serge Pinède for technical support and Angela Sirigu and Gilles Reymond for helpful comments on earlier versions of the manuscript. We also thank Jean-Luc Charieau and Fabrice Hérant for expert animal care. This work was supported by the LABEX (ANR-11—LABEX-0042) of University de Lyon within the program “Investissement d’Avenir” and by grants from the Rhône-Alpes Region and from the Agence Nationale de la Recherche (BLAN-SVSE4-023-01, BS4-0010-01) to JRD.





## **II. Macaque diplomacy: tit-for-tat as a potential but not dominant strategy in social decision-making**

(Under preparation)

### **Introduction**

During exchanges of positive or negative actions between individuals, prior outcomes may influence further social interactions. In the long term, reciprocity during social exchanges should result in the exclusion of malevolent individuals or free-riders and thus allow these exchanges to follow an evolutionary stable strategy (Axelrod and Hamilton 1981). This should be especially true for primates which live inside relatively large social groups involving many affiliative and agonistic social interactions that shape the group structure (Cheney and Seyfarth 1990). Many studies show that free-ranging primates display reciprocity in a range of social behaviors such as social grooming and agonistic support, but such behavior has rarely been observed for food exchanges (Packer 1977; Seyfarth and Cheney 1984; de Waal and Luttrell 1988; Ventura et al 2006; Schino 2007; Schino and Pellegrini 2009; Weinstein and Capitanio 2012; Xia et al 2012; Xia et al 2013). However, under experimentally controlled conditions, monkeys failed to display signs of reciprocity (Brosnan et al 2009; Yamamoto and Tanaka 2009; Pelé et al 2010b; Cronin et al 2010; Suchak and de Waal 2012). In a recent study, six different species of non-human primates including apes, were tested in a food allocation task and, there was not significant evidence for calculated reciprocal exchanges between the animals (Amici et al 2014). This apparent lack of valuation of prior exchanges might be interpreted, as real absence of short-term reciprocity, as a specific insensitivity to food exchanges or finally, as a difficulties to understand their own agency inside such experimental apparatus (Jaeggi et al 2013). Here, we assessed the presence of reciprocity between young male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). We used a task in which an actor monkey was facing a partner monkey, and alternately made social decisions involving juice or airpuff delivery to the partner or to an empty space (called nobody hereafter). To avoid a confound with reward motivation, the

actor received the same amount of juice drops after any of its social decision. Thus, choice in social decisions only differed as whether they would **affect** the partner or not, while the benefit for self was unchanged regardless of the choice. Trials with social decisions were compared to trials during which non-social decisions were made. Those consisted for the actor in choosing between the delivery of an outcome to himself or to nobody. The delivery of an airpuff is a somatosensory negative experience which could be compared to other somatosensory stimuli used in experimental social exchanges in Humans (Shergill et al 2003). Hence, interpreting its impact and valence may be more straightforward than that of a food exchange, mainly because, in non human primates, the meaning of food is affected by several factors such as e.g. satiety, spatial proximity of peers, social hierarchy (Watson and Caldwell 2009). Hence, the use of different outcome valences might allow studying experimentally the features of reciprocity and revenge in macaques and clarifying the apparent dichotomy within the scientific literature of reciprocity in non-human primates. Because it has been shown that primates can learn from their own and their peers mistakes (Meunier et al 2007; Monfardini et al 2013), we expect to find contingencies into the monkeys social and non-social decisions.

## **Materials and methods**

### *Animals*

Four non-kin but group-housed juvenile male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) (aged 3 $\pm$ 0.15 years, weight 5.7 $\pm$ 0.8) were used as subjects. They were housed as a mini-colony in a large enclosure (15m<sup>3</sup>) that allows direct physical interaction but also isolating the monkeys when needed through a system of sliding partitions. When isolated, the monkeys could communicate visually and vocally at all times. Animals were fed with monkey chow, fresh fruits and vegetables and placed under water restriction with one day of free access to water each week. The cages

were enriched with different toys or substrates that promote social play, curiosity, object manipulation and foraging.

### *Surgery*

All experimental procedures were approved by the animal care committee (Department of Veterinary Services, Health & Protection of Animals, permit number 69 029 0401) and the Biology Department of the University Claude Bernard Lyon 1, in conformity with the European Community standards for the care and use of laboratory animals [European Community Council Directive No. 86–609]. During a single sterile surgery performed under isoflurane anesthesia, animals were prepared for implantation of a head-restraint device. The monkeys were then left to recover for at least one month with the proper antibiotic coverage, and pain-relievers were given as needed.

### *Behavioral Procedures*

Experiments were conducted in a semi-dark room. Two monkeys were head-restrained and seated in a primate chair, facing each other but separated by two transparent touch-sensitive panels mounted back to back (Figure II.1). The setup was designed to allow the two monkeys to interact visually with each other and to make behavioral choices using the touch panel interface. Each monkey had a feeder tube placed near its lips to deliver finite quantities of juice, using a gravity-based solenoid device (Crist Instruments). Discrete air puffs (4 bars) could also be delivered close to the monkeys' left or right eye through a tubing system connected to solenoid device and pressure gauge. Using a video projector and two semitransparent mirrors (Beam splitter, 30% Reflection, 70% transmission, Edmund optics Inc.), the same visual stimuli was virtually projected in the visual plane of the two touch panels. Trials began with the appearance of a central colored square target, which specified which monkey was the actor on that trial. This monkey had to touch and hold this target, which triggered the appearance of two distinct cues. Each cue shape was

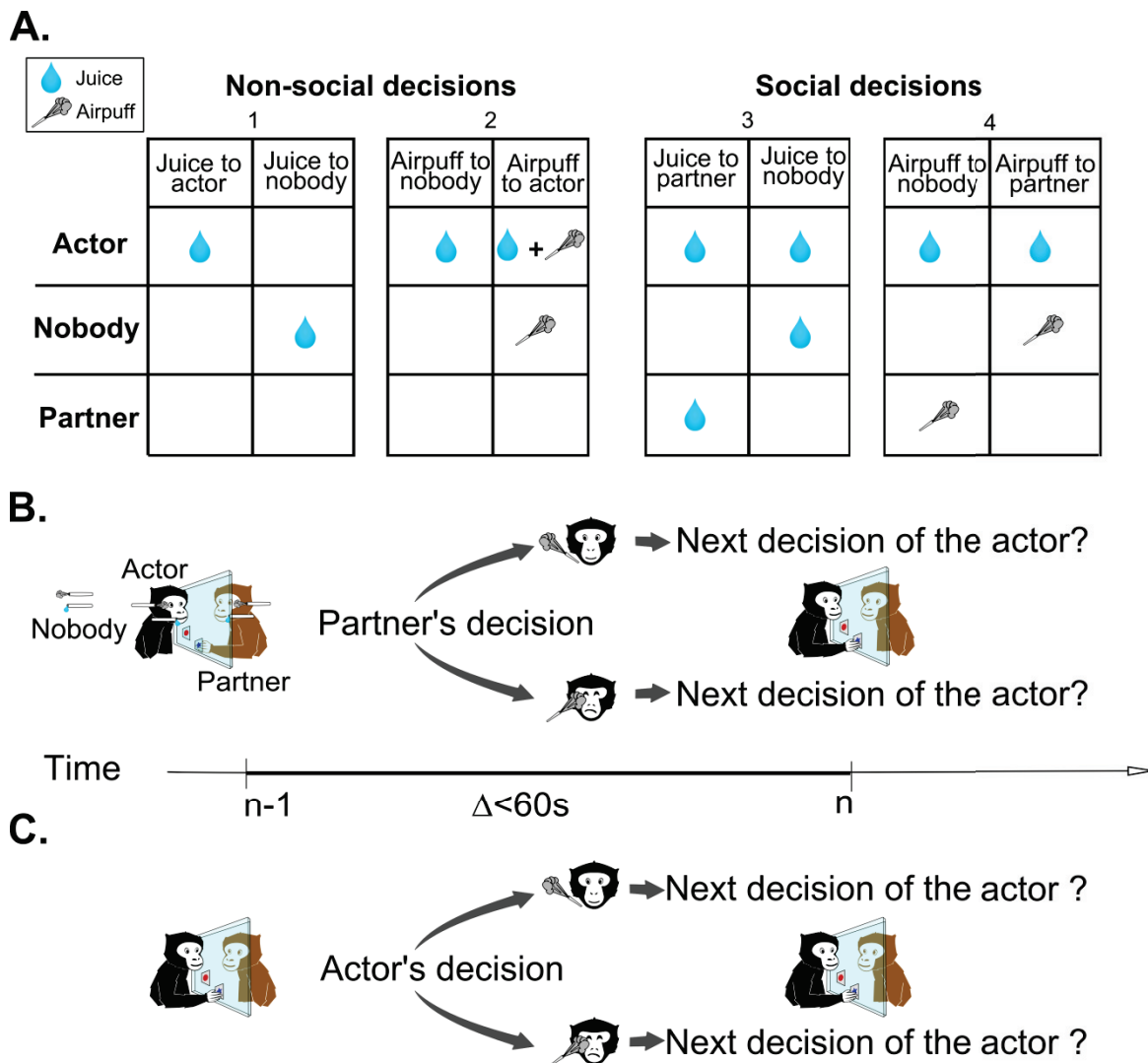
associated with a unique set of outcomes to the actor (self), the partner (other) or nobody (Figure II.1A)). After a first delay (500ms), the square target was extinguished and the monkey made its choice by touching the corresponding cue. After a second delay (1500ms), the outcomes were delivered, preceded by a warning tone. Different outcome pairs were presented on successive trials from a pre-defined set of 4 possible offers, in randomly interleaved order. The two monkeys alternated as actor and partner on successive blocks of 30 seconds during which it performed an average of 3.14 (+0.8) trials. To facilitate learning of the association between a given cue shape and its positive or negative outcomes, blue LEDs were attached to the juice reward tube and white LEDs to airpuff tubes and were turned on while outcome's delivery. In addition, a specific 500ms-long sound was also played 1250ms before the onset of each outcome event. Unique sets of visual and auditory cues were associated with the outcomes delivered to each monkey. Visual cues were equalized for luminance and sound cues for intensity using Matlab R2010 (The Mathworks, Inc). Behavioral control and visual displays were under the control of PCs running the REX/VEX system (Hays et al 1982). All analog and digital data were logged and synchronized using Spike2 (Cambridge Electronic Design).

During the experiments, monkeys were maintained under fluid control. Extra fluid and fruits could be given as needed at the end of each day to maintain animal's proper fluid balance. Because the experiments were conducted over a period of several months, daily fluid intake was adjusted as needed to maintain an optimal motivation level.

### *Data analysis*

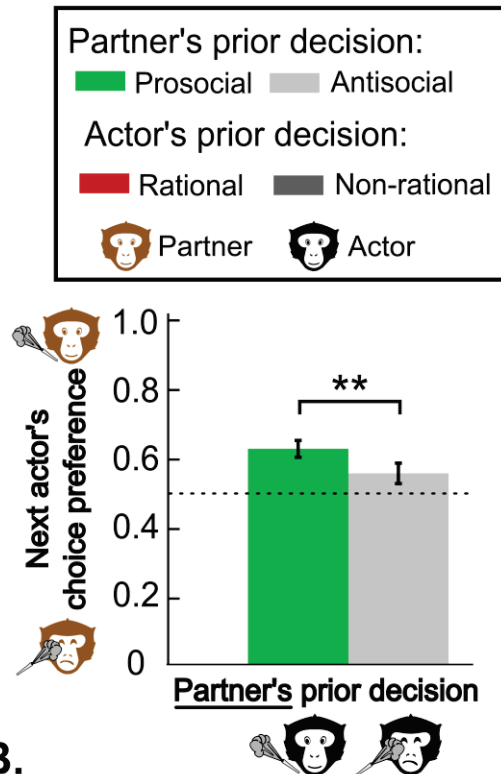
Choice data for the 49 experimental sessions where the actor and the partner monkey performed more than 100 trials both were analyzed using custom scripts written in Matlab R2010. We compared the decision of an actor monkey depending on the nature of the decision of the other monkeys towards him on a preceding trial.

All statistical comparisons were computed using non-parametric signed-rank tests. We only analyzed decisions that occurred within a window of 60 seconds relative to the preceding trials, thus preventing to consider trials for non-concomitant blocks (Figure II.1).

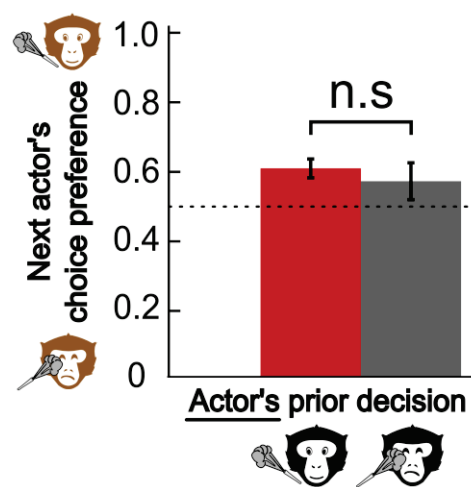


**Fig II.1.** Method used to analyze the effect of prior decisions on next decisions. **(A)** Set of outcomes used for non-social and social decisions. **(B)** Method to study the influence of prior social decision of the partner on the next social decision of the other monkey. **(C)** Methods to study the influence of prior decision of the actor on the next social decision of the same monkey.

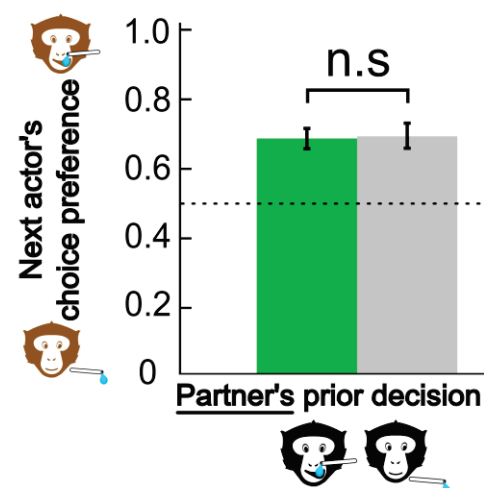
A.



B.



C.



**Fig II.2.** Effects of prior decision on the next actor decision.

(A) Influence of prior social decision of the partner on the next social decision of the other monkey to withhold (prosocial) or to deliver (antisocial) an airpuff to the partner.

\*\* indicate significant difference (Wilcoxon signed-rank test,  $p < 0.01$ ).

(B) Influence of prior decision of the actor on the next social decision of the same monkey. No significant difference was found (Wilcoxon signed-rank test,  $p > 0.05$ ).

(C) Influence of prior social decision of the partner on the next social decision of the other monkey to withhold (prosocial) or to deliver (antisocial) juice to the partner. No significant difference was found (Wilcoxon signed-rank test,  $p > 0.05$ ).

## **Results**

Results were analyzed for 6 pairs of male long-tailed macaques which inverted role every 30 seconds during a social decision task. The apparatus and the task were completely symmetric allowing considering the behavior of both of the animals during the 49 sessions, which represent more than 15000 social and non-social decisions. The main trends of the decisions of the animals studied here are, on average rational (for decision concerning self only) and prosocial (for decisions implicating the partner). The monkeys preferred to grant juice ( $0.97 \pm 0.02$ , Wilcoxon signed rank test  $p < 0.01$ ) and avoid airpuffs ( $0.90 \pm 0.03$ , Wilcoxon signed rank test  $p < 0.01$ ) to self, and and show a similar, though less pronounced, tendency for the same outcomes to their partners ( $0.68 \pm 0.03$  and  $0.60 \pm 0.04$  for juice and airpuff respectively, Wilcoxon signed rank test  $p < 0.01$ ). In order to assess the presence of contingency within non-social decisions, we assessed the effect of the prior decisions of the actor on its next own non-social decision. We found a significant effect of self-delivery of an airpuff on the actor's future similar decisions (Airpuff avoidance rate after prior airpuff avoidance =  $0.87 \pm 0.03$ , after prior airpuff delivery =  $0.94 \pm 0.04$ , Wilcoxon signed rank test  $p < 0.05$ ). This result thus reveals a learning mechanism whereby monkeys take into account immediate prior experience in order to adjust their future decisions when outcomes concern only themselves. Our analysis therefore appears sensitive to contingent effects between successive decision trials. The more interesting test is whether prior decisions of another monkey can influence the current actor's subsequent decisions. We assessed the impact of the partner's decision to withhold or deliver an airpuff to the actor monkey on this actor's current similar social decision. This analysis reveals that the actor monkey chose to send the airpuff to its partner significantly more when the partner had previously delivered the airpuff to the actor's face (Figure II.2A, Wilcoxon signed rank test,  $p < 0.01$ ). In addition, to control for the mere effect of receiving an airpuff independently from the identity of the sender, we also compared the next social decision of the actor according to its own prior non-



social decision (e.g. whether the actor had sent an airpuff to its own face on a prior trial), and we did not find any significant differences (Figure II.2B, Wilcoxon signed rank test,  $p > 0.05$ ). This result suggests that having received an airpuff (which could plausibly make the monkey irritable and less attentive to the partner's fate) is not by itself sufficient to increase the delivery of this aversive outcome to the partner. When assessing the presence of reciprocity within social decision involving reward delivery, the prior decision of the partner had no influence on the next same type of actor's decision (Figure II.2B, Wilcoxon signed rank test,  $p > 0.05$ ).

In addition no significant cross influence of the partner social decisions on the other type of next actor's social decision (e.g. influence of decisions regarding aversive outcome upon decision involving appetite outcome and vice-versa ) were found (actor's social decisions to deliver/withhold airpuff following partner's juice delivery or withholding, resp. =  $0.57 \pm 0.05$  and  $0.62 \pm 0.02$ ; actor's social decisions to deliver/withhold juice following partner's airpuff delivery or withholding, resp =  $0.73 \pm 0.03$  and  $0.70 \pm 0.02$ , Wilcoxon signed rank test,  $p > 0.05$ ).

## **Discussion**

Our results show that during dynamic exchanges, macaques' social decisions can be influenced by prior social decision of a peer. It is worth noticing that this effect was only found when the social decision involved negative stimuli. The most parsimonious explanation of this result could be that receiving an airpuff increased the monkey arousal, which may negatively affect its prosocial motivation. To control for such non-social confound, we also assessed the influence on a future social decision of a prior self-induced airpuff. No significant effect was found, which imply that the recognition of other agency might be necessary to motivate the observed social decision modulation. Thus, the socio-cognitive state induced by a negative experience caused by another's actions could arguably be assimilated to retaliation.

This result is thus highly consistent with macaques following a tit-for-tat strategy during social exchanges.

One could argue that the observed reciprocity was due to mimicry of the partner's previous action, thus creating an attitudinal reciprocity (de Waal 2000b). However, the facts that the actions themselves (i.e. pointing gesture toward an icon on a touch screen) were the same for all choices, that the visual cues associated with each outcome were specific for each monkey, and that reciprocity was absent for juice-giving social decisions, make this an implausible explanation of the measured tit-for-tat strategy.

Just as the delivery of an airpuff could be recognized as a malevolent action, its withholding might be taken as a proof of benevolence. Hence, this tit-for-tat strategy could be interpreted differently as meaning that the monkey recognized its partner's active airpuff withholding and thus increased its prosocial tendency as proof of gratefulness. Although these two interpretations may coexist tit-for-tat might be more parsimonious than gratitude as an explanation because such revenge-like behavior has already been observed in macaques (Silk 1992; Aureli et al 1992). In addition to that, it seems easier to recognize the social motivation of others on the basis of the actual consequences of their action toward self (the delivery of an airpuff to the other monkey), compare to the absence of consequences (the delivery of an airpuff in an empty space). However, it should also be noted that monkeys are prosocial on average, significantly preferring to refrain from causing harm to their partners. Therefore, it is more accurate to state that monkeys have a tendency to be less prosocial after a partner's antisocial decision. Indeed tit-for-tat could not be a dominant strategy in the present case, as this should have led to an escalation of retaliatory actions and, in the long run, to a tendency toward antisocial decision-making. Monkeys therefore use retaliation parsimoniously, possibly balanced by forgiveness and social tolerance, motivated by the desire to preserve social bonds.

Such observations are consistent with comparable studies involving human subjects (Fitz et al 1979; Fitz et al 1983).

Monkeys can perform social exchange in different currencies (e.g. grooming a mother to gain access to her infant). Such trading follows the economic rules of supply and demands in the biological market of services (Noë and Hammerstein 1994; Fruteau et al 2009; Wei et al 2013). However, in our study we did not find any evidence of such abilities to transform a social exchange into another form of social exchange (i.e. delivering less reward to the partner after having received an airpuff caused by its prior decision). This result could be explained by the fact that our macaques were not taking into account its peer prior social decision when it involved juice delivery. Hence, our experimental designs only contain one type of social exchanges (the airpuff) that can influence the social decisions of the recipient monkey. The presence of reciprocity of social exchanges in other commodities cannot be recorded in our experimental protocol.

This study showed that macaques can track spontaneously the social decisions of their peers and take them into account for their own future social decision. This ability was only revealed when the social decisions implicated the avoidance of a negative outcome for the partner and not when the social decisions involved juice-giving. Such behavioral results extend the known distinction between the reciprocal exchange of good and bad acts observed in humans (Keysar et al 2008) to non-human primates. However, as ethological reports show, macaques can reciprocate other forms of positive behavior, such as social grooming (Schino 2007; Xia et al 2012; Xia et al 2013). It is hence legitimate to question the relevancy of food allocation tasks in studying primate reciprocity for positive acts (Jaeggi et al 2013; Carter 2014). Indeed, although macaques have been shown to recognize and respect other personal properties (Kummer and Cords 1991), it is less clear whether they can conceive the agency in a transfer of ownership, and whether this represents an ecologically

relevant cue. Furthermore, in macaques, the tolerance for co-feeding is unlikely to be bi-directional as the occurrence of such prosocial behavior mainly occurs between the mother and her infant or between a potent and a more subordinate individual (Ventura et al 2006; Jaeggi and Van Schaik 2011; Dubuc et al 2012). Reciprocal exchanges of the same goods are believed to be relevant only when the individual that give might have a future need of others' goods, which in despotic macaques societies is unlikely the case, as dominant individuals naturally have a "right of preemption" on the subordinates' goods. Food exchanges may thus have different meanings in non-human and human primates. In order to overcome these methodological and conceptual challenges and study reciprocal exchanges of positive acts under experimental condition in primates, the use of grooming by the experimenters (or maybe by a dedicated robotic device) as the currency for positive exchanges might be considered in further investigations (Taira and Rolls 1996; Watson and Caldwell 2009).

To conclude, our study demonstrates for the first time that macaque could follow a tit-for-tat dynamics during social exchange of negative acts. Tit-for-tat dynamics may depend on evolutionary rooted social judgment, as preverbal infants react to the social motivation of individuals during interactions (Kuhlmeier et al 2003; Hamlin et al 2007). The use of tit-for-tat by macaques in reciprocal social exchanges is not systematic and might be compared to a "graduated response" tactic, balanced by the use of prosocial options enabling forgiveness and reconciliation, which could be a relevant model of hostility management behaviors.



### **III. Compete to play: trade-off with social contact in long-tailed macaques**

(In press in PloS One)

S.Ballesta<sup>1,2</sup>, G.Reymond<sup>1,2</sup>, M.Pozzobon<sup>1,2</sup>, J.-R. Duhamel<sup>1,2</sup>

1Centre de Neuroscience Cognitive, Centre National de la Recherche Scientifique, 69675 Bron, France

2 Département de Biologie Humaine, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne, France

Many animal species engage in various forms of solitary object play, but this activity seems to be of particular importance in primates. If playing objects constitute a valuable resource, and access to such objects is limited, a competitive context may arise. We inserted a unique toy within a mini-colony of long-tailed macaque (*Macaca fascicularis*) and compared their behaviors to sessions without playing object. An automatic color-based 3D video device was used to track the positions of each animal and the toy, and this data was categorized into 5 exclusive behaviors (resting, locomotion, foraging, social contact and object play). As expected, the delay to first access to the object reflected the hierarchy of the colony, indicating that a competition took place to own this unique resource of entertainment. In addition, we found that the amount of object play was not correlated with social or foraging behavior, suggesting independent motivational mechanisms. Conversely, object playing time was negatively correlated with idling time, thus indicating its relation to pastime activities. Interestingly, the amount of social contacts in the group was significantly reduced by the heightened competitive context, suggesting that competitors are more likely to be perceived as potential threat requiring caution, as shown in humans. Experimental manipulation of competitive contexts in primates reveals common mental processes involved in social judgment, and shows that access to valuable resources can be a sufficient cause for variations in group cohesion.

## **Introduction**

Competition over biological resources is crucial in shaping animal social structure, and is considered to be a key-mechanism of natural selection (Janson and Van Schaik 1988). When commonly desired resources are not sufficient to fill the needs of all animals, each individual adopts social strategies to reach vital resources such as food, water or mate thus increasing their fitness (Rilling et al 2004; Hanya et al 2008; Knapp et al 2009). Social animals such as primates were shown to respond to a competitive context by expressing their social status, and optimize their behavior to access to these limited resources while managing social interplays (Washburn et al 1990; Schaub 1995; Gil-Burmann et al 1998; Koenig 2002; Ram et al 2003; Dubuc and Chapais 2007). In humans, competition also occurs over non-vital resources, for instance during play. Object play behavior is also quite frequent in primates, both in wild and in captivity, and has been described as well in other species even in some invertebrates (Torigoe 1985; Joubert and Vauclair 1986; Torigoe 1987a; Torigoe 1987b; Kuba et al 2006; Graham and Burghardt 2010). For primates in particular, playing with non-edible objects may even be considered as a genuine need, albeit non-physiological. Indeed, object-deprived laboratory environments significantly increase the risks of self-injury and stereotypies, which are undoubtedly linked to stress and anxiety (Schapiro and Kessel 1993; Kessel and Brent 1998; Turner and Grantham 2002; Márquez-Arias et al 2010), indicating that object play is necessary to animal welfare. In this study, we assess the existence of a competition over single playing resource in a group of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*), and measure its consequences on their social behavior.

By using a rugged object as the playable resource, instead of a consumable food item, we aimed to experimentally create a stable competition context within the mini-colony. Observations were compared to control situations without the presence of any playable object. The positions of the animals and of the object were simultaneously and individually tracked inside their home cage, using an novel



automatic color-based 3D video tracking device (Ballesta et al 2014), and positional data were used to categorize several mutually exclusive behaviors: resting, locomotion, foraging, social contact and object play.

## **Materials and methods**

### *Animals*

Four non-kin but group-housed male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) (aged 3+/-0.15 years, weight 5.7+/-0.8) were housed in the animal facility of the Cognitive Neuroscience Center as a mini-colony inside a large enclosure (15 m<sup>3</sup>) favoring direct physical interactions, but also allowing to isolate the monkeys when needed through a system of sliding partitions. Animals were fed with monkey chow and received fresh fruits and vegetables. The cages were enriched with ropes, mirrors and woodchips to promote foraging. During behavioral recordings, the presence of toy in their cage was carefully controlled. This study was approved by our local animal experimentation ethics committee (CELYNE) and used experimental procedures complying with the recommendations of the local authorities on Animal Care (Direction Départementale des Services Vétérinaires, Lyon, France) and the European Community standards for the care and use of laboratory animals [European Community Council Directive (1986), Ministère de l'Agriculture et de la Forêt, Commission Nationale de l'Expérimentation Animale]. This study was supervised by the Cognitive Neuroscience Center's Animal Welfare Committee.

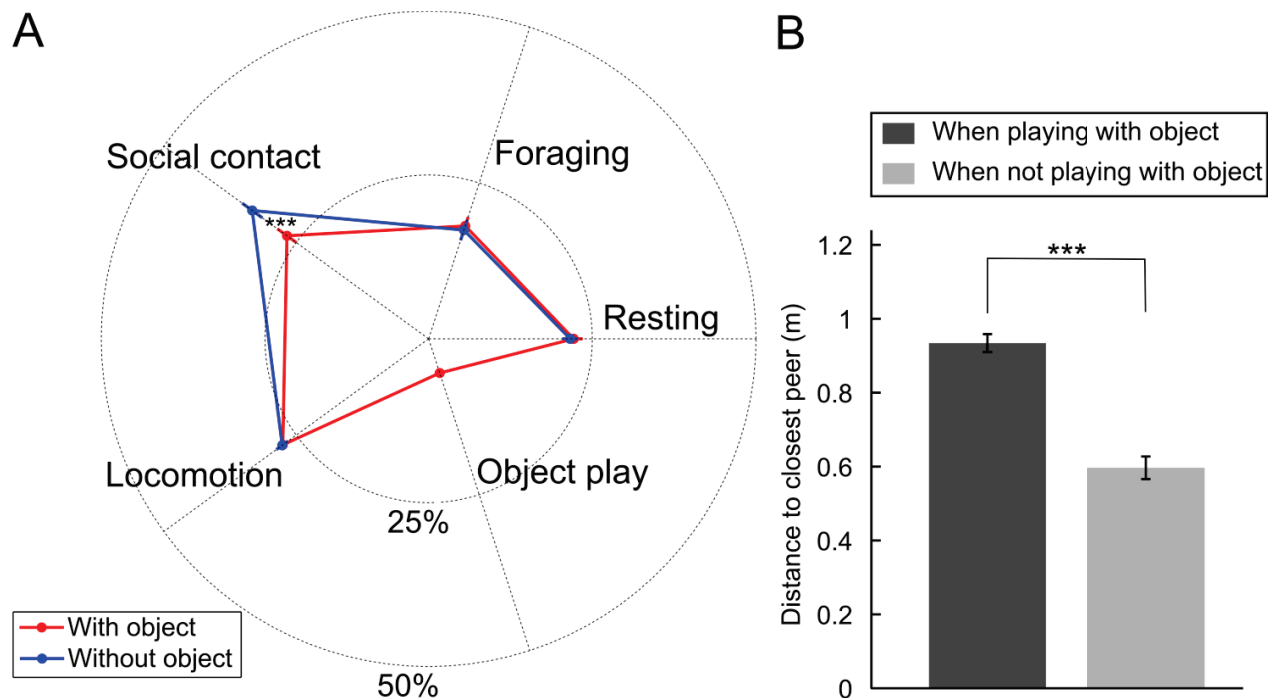
### *Automatic behavioral assessment*

A custom-designed multi-camera 3D tracking system (Ballesta et al 2014) was used to record and monitor the behavior of primates in their living space. This system can track the location of multiple animals in real-time, provided they wear a unique color

marker (restraining collar or head-post cap). Animal positions (X,Y,Z) were estimated by triangulation from the set of image coordinates of their respective color targets when viewed by at least 2 cameras. Measurements for 4 animals and 1 colored toy were taken simultaneously at 15 Hz rate, with a nominal spatial accuracy of 1 cm. Individual behaviors were analyzed and classified using custom scripts written in Matlab R2010.

### *Recording sessions*

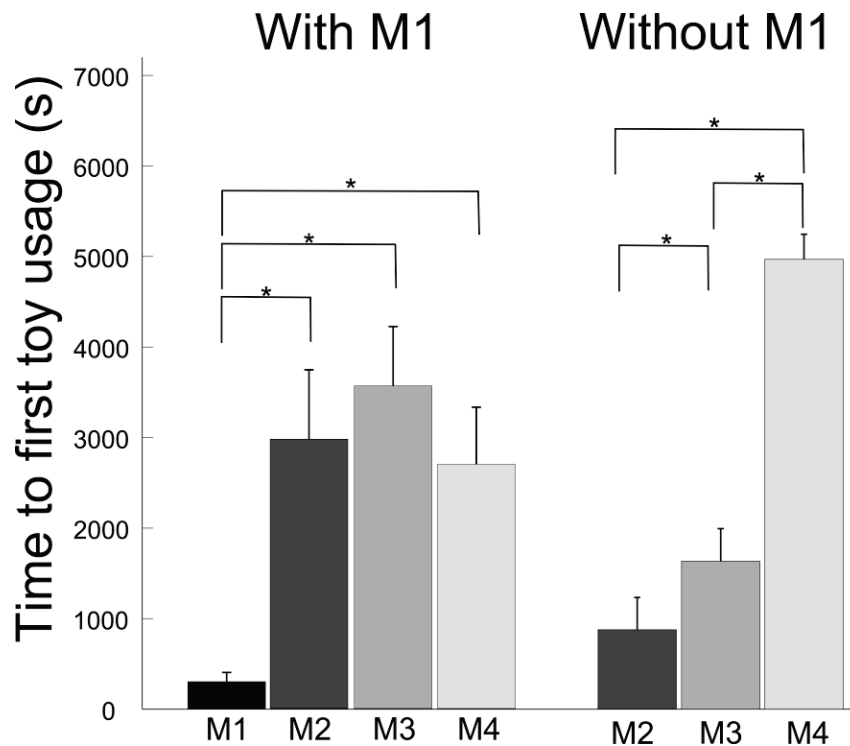
Data were acquired during 3-hour recording sessions started at 5 pm and finished at 8 pm before the gradual extinction of artificial lighting. Prior to each recording session, we made sure that no other objects were present inside the animal home cage, and we also removed the object from the animal's home cage the morning following the recording session. Sessions were alternated randomly between a condition where a single object was inserted just at the beginning of the recording (n=28), and a condition where no object was provided (n=17). Sessions with objects were carried out with the presence of either 3 (n=18) or 4 animals (n=10). Control sessions without objects were carried out with 3 animals and compared to sessions with objects and 3 animals in order to assess the behavioral consequences of object introduction. Colored objects used in this study were commercial toys for pets (cats, dogs, and ferrets) or semi-professional circus gear, and never contained any kind of food. Although different toy objects were used in the study, the animals were able to observe the place where the toys were stored, thus likely leveling their intrinsic degree of novelty.



**Fig.III.1. (A)** Radar plot of 5 mutually-exclusive individual activities of the mini-colony during recording sessions with ( $n=18$ ) or without ( $n=17$ ) prior introduction of a single toy (average and s.e.m.). **(B)** Distance to closest peer when a monkey was playing with the object or performing another activity (except social contact). All recording sessions with objects were used ( $n=28$ ). \*\*\* indicate significant differences (Wilcoxon rank sum test  $p<0.001$ ).

## Results and Discussion

The behavior of the colony after a single object introduction was compared to control condition where no object was inserted within the home cage (Figure III.1A). On average, animals spent 5.5% (s.e.m. 0.7) in object play, a result comparable to other observations in wild environments (Jaman and Huffman 2013). By measuring the time between the introduction of the object and its first significant manipulation event (i.e. lasting over 10 s), we found that the dominant animals accessed the object sooner than subordinate ones (Figure III.2, Wilcoxon rank sum test,  $p<0.05$ ), thus confirming the competitive context created by a single playing resource. By dividing the sessions in bins of 10 minutes, we found no effect of time on the occurrences of



**Fig.III.2.** Hierarchy estimated from access to toys. Mean delay between toy introduction in the home cage and first toy interaction event lasting > 10s with M1 presence (left panel,  $n=11$ ) and absence (right panel,  $n=18$ ) in the group. \* indicate significant pairwise differences (Wilcoxon rank sum test  $p<0.05$ )

object play (Kruskal-Wallis test,  $p>0.05$ ). Interestingly, the introduction of a single object significantly decreased the collective time budget spent in social contact (Figure III.1A, Wilcoxon rank sum test,  $p<0.05$ ) from 33.3% (s.e.m. 1.9) to 26.7% (s.e.m.  $\pm 1.8$ ), while not affecting any other measured behavior. During recording sessions with objects, the mean distance to the closest animal outside of social contact periods was significantly higher when an animal was handling the object than when it was not involved in object play behavior (Figure III.1B, Wilcoxon rank sum test  $p<0.001$ ), indicating that the animals avoided their peers while playing with the object. Finally, for each monkey, the amount of object play was not significantly correlated with the amount of foraging or social behavior (Figure III.3A and B,  $p>0.05$ ). This absence of relation suggests the existence of distinct motivational mechanisms for object play behavior. Conversely, significant negative correlations

were found with resting and general locomotor behavior (Figure III.3C and D, linear regressions:  $R=-0.31$ ,  $p<0.01$  and  $R=-0.32$ ,  $p<0.01$ ).

### *Competition interferes with social motivation*

In our study, we have found that the simple introduction of a unique object inside an object-deprived environment significantly reduces the social behavior of our animals. We interpret this result as an effect of the competitive context created by the presence of a unique object, as the observed hierarchy in the group was found to be reflected closely by the order of access to the object. The increase in animal inter-distances observed when one was manipulating the object is consistent with studies showing that macaques have a sense of ownership and modulate their behaviors in accordance with the identity of the object owner (Chamove 1983; Kummer and Cords 1991). This effect might reflect an active avoidance by either the object owner or the observers, probably in order to prevent unnecessary conflicts triggered by the potential misinterpretation of a social approach. For the observer, approaching the player could be considered as a tentative of object appropriation, and for the player, keeping distance with others is the best strategy to quietly satisfy its playing needs. In any case, this result suggests that, when one is playing with an object, peers are more likely to be perceived as a threat. It could be argued that playing with an object somehow fulfills or compensates social needs, thus explaining the measured decrease of the amount of social contact. However, this interpretation would imply a proportional relation between social and object play behaviors, in contradiction with the observed absence of significant intra-individual correlation between the amount of object play and social contacts. This absence of such correlation may appear contradictory considering the fact that object introduction impedes social contact. We argue that a particular psychological state, incompatible with social interactions, is triggered by the competitive context created by the presence of a unique toy, and not

by the individual playing activity itself. Conversely, the amount of object play was related to idling activities while such activity was not impacted by the competitive context.

In Humans, peers are perceived as potential threat when considered as competitors, thus eliciting caution, careful processing and conservative social judgments (Vonk 1998). The measured decrease in social contact for macaques under competitive context could be thus interpreted as a manifestation of similar mental processes. In primates, competition goes beyond fighting for vital resources, and competing for other resources fulfilling psychological needs such as entertainment can as well induce a decrease in affiliative interactions. The biological and cognitive bases of competitive (and cooperative) interactions have been investigated extensively in Humans (Vonk 1998; Decety et al 2004; Le Bouc and Pessiglione 2013), however their evolutionary roots remain to be explored. For instance, comparative studies in distinct apes species have already shown differences in hormonal release in anticipation to a competitive interaction (Wobber et al 2010), which may be related to their respective social structure. Assessing such differences among the macaque genus would also be of particular interest to the phylogeny of primate social behaviors.

#### *Motivational nature of object play*

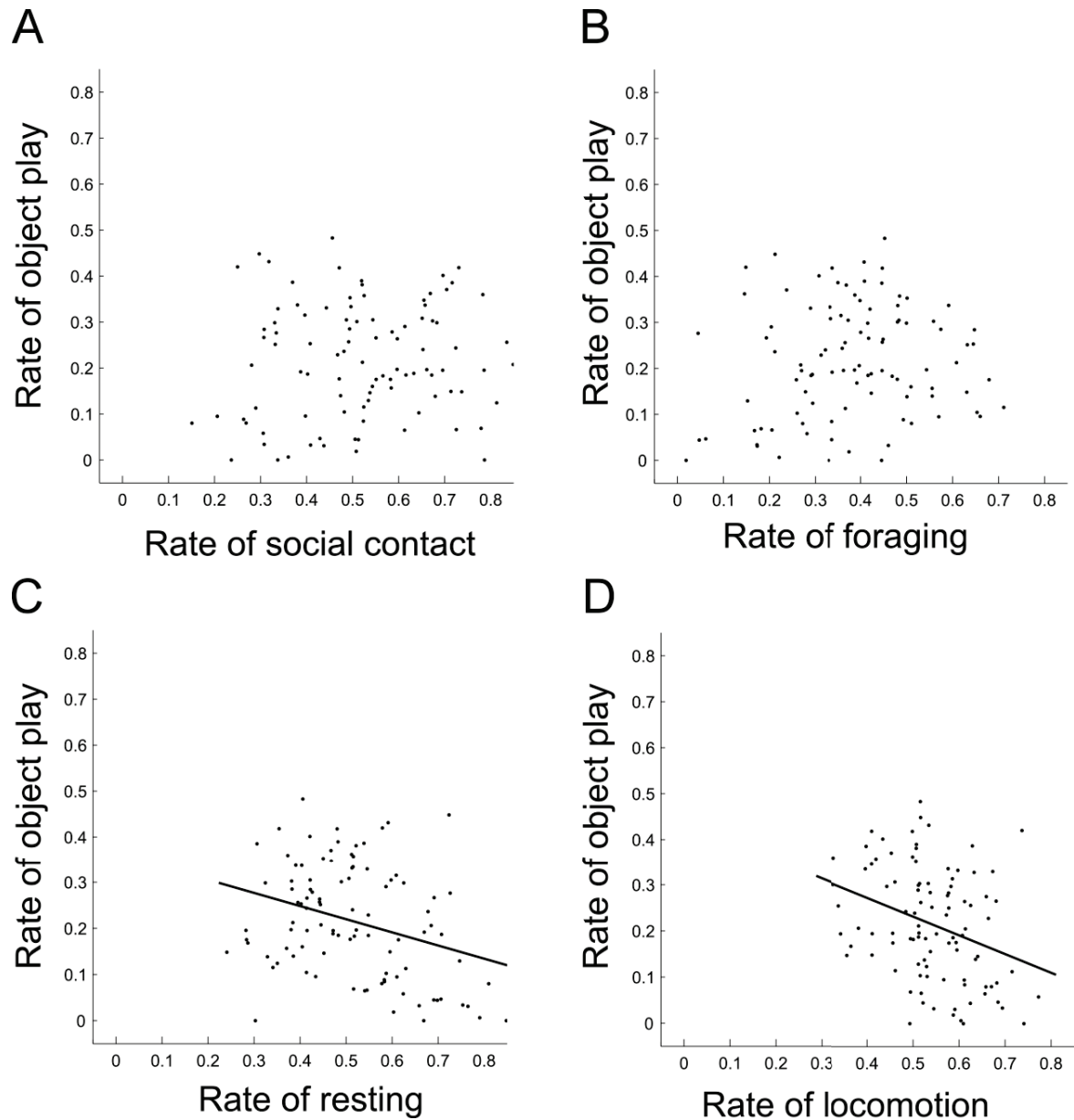
Solitary object play is an activity that has been shown to be more prevalent in animals which diet relies on limbs and mouth use (Burghardt 2005), and is probably correlated with the expertise required to extract nutrients from their food. For instance, fruit-eater primates seems to be more skilled and interested in object manipulation than non-fruit eaters (Glickman and Sroges 1966), which may suggest a link between the motivation to play with objects and feeding behaviors. However, in our study, no correlation was found between the rate of object play and the rate of

foraging. Conversely, significant correlations were found with idling time, suggesting that solitary object play may be better considered as a pastime activity (Burghardt 2005; Nahallage and Huffman 2011) having a motivational nature independent from food-seeking or social activities. This view is in accordance with the fact that object play is preferentially performed after having fulfilled physiological needs and in a secure environment (Burghardt 1988; Barber 1991; Nahallage and Huffman 2008). As shown in the binning analysis, object play was uniformly performed across time, thus suggesting that the competitive context lasted throughout the whole recording session.

Solitary object play has an intrinsic value sufficient to justify competition and thus appears as an enjoyable activity, for several reasons, including the opportunity to destroy these objects ultimately. Many questions are still open about the ultimate and proximal bases of object play, as its adaptive value or its relation to tool usage remain under debate (Parker and Gibson 1977; Westergaard 1992; Westergaard et al 1998; Jalles-Filho and Grassetto 2009; Leca et al 2007; Leca et al 2008).

In conclusion, experimental manipulation of the competitive context using non-edible playable resources in non-human primates reveals shared mental processes involved in social judgment. Access to valuable resources can therefore be a sufficient cause for variations in group cohesion.





**Fig III.3.** Intra-individual correlations between rate of object play and: **(A)** Rate of resting  $R=-0.31$   $p<0.01$ . **(B)** Rate of locomotion  $R=-0.32$   $p<0.01$  **(C)** Rate of social contact  $R=0.13$   $p>0.05$ . **(D)** Rate of foraging  $R=0.08$   $p>0.05$ . All scores arcsine transformed.

### **Acknowledgements**

The authors of this article are grateful to Jean-Luc Charieau and Fabrice Hérant for expert animal care and to Manon Dirheimer for veterinary advice. This work was supported by the LABEX (ANR-11-IDEX-0007) of University de Lyon within the program “Investissement d’Avenir” and by grants from the Rhône-Alpes Region and from the Agence Nationale de la Recherche (BLAN-SVSE4-023-01, BS4-0010-01) to JRD.







## **D**iscussion générale

*« Il serait présomptueux de penser que ce que  
l'on sait soi-même n'est pas accessible à la  
majorité des autres hommes. »*

*Konrad Lorenz*

## **A. Les neurosciences sociales sous le prisme de l'éthologie**

En adoptant une vision non-dualiste, les neurosciences sociales tentent de rapprocher les théories issues de la biologie et de la psychologie sociale (Harmon-Jones and Winkielman 2007). La description des bases biologiques des concepts de la psychologie sociale humaine est donc un des buts de cette discipline, toutefois lorsqu'il est question du fonctionnement social d'un autre animal, il est profitable de s'appuyer sur les paradigmes de l'éthologie. En effet, un des articles fondateurs de l'éthologie (Tinbergen 1963) a permis d'unifier différents niveaux d'interprétations d'un comportement (Figure 29). Quatre niveaux ont été décrits et résultent du constat que les êtres vivants produisant ces comportements, ont des besoins physiologiques et psychologiques propre, résultent d'un développement biologique et sont issus d'une contingence évolutive. Ainsi on peut s'intéresser à ce qui induit, influence et permet ce comportement : ses mécanismes. On peut aussi chercher les besoins auxquels il répond, son utilité pour la survie de l'animal : sa fonction. De manière complémentaire il est aussi pertinent de décrire le développement de ce comportement, seul et en parallèle au développement biologique de l'animal : son ontogénie. Dernièrement, en décrivant l'état de ce comportement dans d'autres taxons proches de l'espèce considérée, on peut supposer son histoire évolutive : sa phylogénie. Un parallèle avec les environnements physiques et sociaux de ces animaux peut aussi apporter des indices concernant les pressions de sélection responsables de la genèse de ce comportement.

Lorsque son application s'est révélée pertinente, ce paradigme d'analyse a inspiré notre discussion, exposant concrètement notre contribution scientifique sur les facultés d'empathie, de réciprocité et de jugement sociaux des macaques.

## 4 questions de Tinbergen:



Comment?

Pourquoi?

Contemporain

Historique

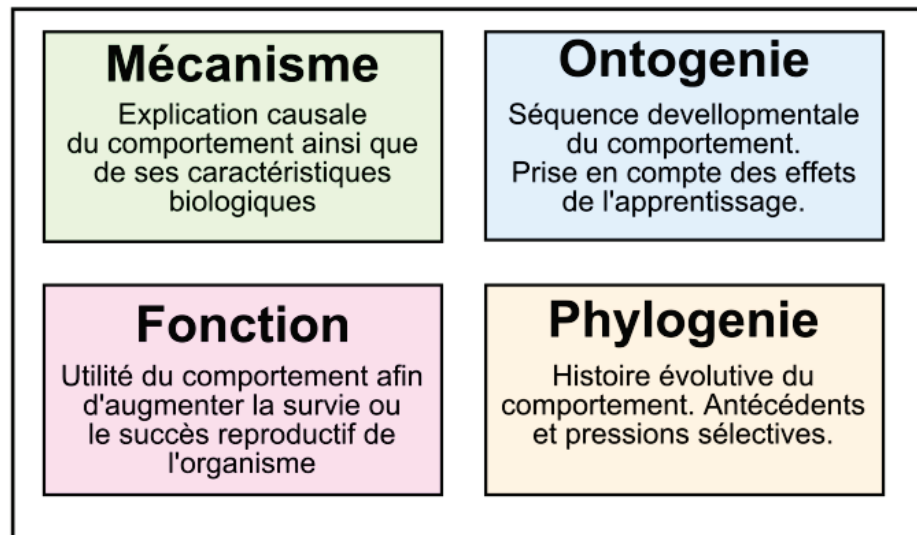


Fig 29. Figuration des buts et les méthodes de l'éthologie d'après Tinbergen 1963.

### B. Bases des décisions sociales chez le macaque

Bien que de nombreuses études aient déjà décrit les comportements sociaux des macaques, les mécanismes proximaux motivationnels proposés sont le plus souvent de l'ordre de la spéculation que de la démonstration. En associant une prise de décision expérimentale avec des enregistrements comportementaux, nos résultats permettent de solidifier certaines bases relatives à la psychologie sociale des macaques. Premièrement, lors de notre tâche de décision, la cohérence des variations existantes entre les taux de choix sociaux à valence positive (délivrance de jus) et négative (évitement d'un jet d'air) confirme la présence d'une motivation sociale supra-modale. En effet, si un jour donné, l'animal avait une tendance accrue à octroyer du jus à son partenaire, il avait aussi plus de chance d'éviter de lui délivrer un jet d'air. Les décisions sociales des animaux sont donc cohérentes avec ce que l'animal souhaitait un jour donné pour un partenaire donné.



Nous ne connaissons pas de manière exhaustive ce qui module cette motivation sociale, mais il est très probable que des variables d'ordre physiologiques et psychologiques influencent les choix de ces animaux. Chez l'homme, cette variété de facteurs peut être appelée « humeur » (ou état thymique en psychologie), ce terme n'est à ce jour pas employé en neurosciences mais la prédisposition de ces animaux, sur une période donnée, à agir de manière plus ou moins pro-sociale face à un même partenaire suggère l'existence de telles prédispositions internes. De plus, l'historique des relations qu'entretiennent les animaux semble aussi avoir un rôle dans cette motivation sociale. Lors de nos tâches de décision, les animaux étant préférentiellement impliqués dans des interactions sociales affiliatives étaient plus enclins à prendre en compte le bien-être de leur partenaire lors d'une décision sociale. Cela suggère qu'une régulation de la motivation sociale pourrait être un des mécanismes proximaux de la prévalence des comportements d'altruismes entre les individus ayant un lien de parenté et/ou une relation privilégiée (Preston 2013).

Nous allons maintenant discuter plus spécifiquement de ce qui pourrait expliquer les choix de nos animaux lors de la tâche de décision sociale.

### **C. Motivations associées à la délivrance de récompense.**

Il est intéressant de se demander : pourquoi certains macaques préfèrent ou ne préfèrent pas donner du jus à leur partenaire plutôt qu'à un récipient inerte ? Est-ce qu'un lien peut être fait entre les motivations de l'homme et du macaque dans ce genre de situation ?

Concernant l'aversion à délivrer une ressource à un partenaire, les explications relatives à la perception d'un contexte de compétition entre les animaux peuvent paraître plausibles (Massen et al 2010; Chang et al 2011; Azzi et al 2012). À

l'inverse, il semble plus complexe d'inférer les motivations des animaux à délivrer du jus à leur partenaire.

Les études ayant démontré des biais de comportement lors de tâche d'attribution de nourriture proposent l'existence d'une représentation partagée de sa consommation (Chang et al 2011). En d'autres termes, observer un congénère boire du jus activerait le circuit de la récompense de manière analogue à leur activation lors de la délivrance de jus à l'acteur, c'est ce qu'on pourrait appeler une « récompense vicariante ». Néanmoins dans cette étude, ainsi que dans la nôtre, la familiarité avec le congénère augmentait les chances de délivrance de jus au partenaire. La théorie de la récompense vicariante peine à expliquer ce phénomène. En effet, si c'est bien les réseaux de la récompense associés à la consommation de jus qui s'activeraient et motiveraient le choix de l'animal, pourquoi ces comportements seraient modulés par une proximité sociale entre les individus?

Une explication alternative pourrait résider dans la nature profondément sociale des primates. Il a été montré que l'homme mais aussi le bonobo préfèrent se nourrir en groupe que seul (Hare and Kwetuenda 2010; Sommer et al 2013). Concrètement, selon la théorie de la récompense vicariante, la raison pour laquelle deux amis préféreraient plutôt manger une pizza ensemble que seuls serait expliquée par le fait que, lors d'une consommation en contexte social, chacun aurait la sensation de manger plus de pizza que s'il la consommait seul. Nos facultés d'introspection et de verbalisation nous suggèrent que cette explication n'est pas satisfaisante. Similairement, les propriétaires d'animaux de compagnie trouvent souvent plaisir à les nourrir, et cela même si les aliments sont répugnants d'un point de vue humain. Il est donc peu probable que le même réseau de neurone s'active quand le maître nourrit son animal de compagnie et quand le maître mange lui-même. Si tel était le cas, le maître ressentirait surtout du dégoût lorsqu'il observerait son chien mangeant sa pâtée.

Ainsi, en tant qu'alternative à la théorie de la récompense vicariante, plutôt que de se centrer sur l'objet, nous proposons de nous intéresser à la relation s'établissant entre les animaux lors d'une délivrance de jus. La mesure de la fréquence de regard mutuel lors de la tâche de décision sociale pourrait nous permettre d'étoffer cette hypothèse alternative. En effet, nos données montrent que le taux de regard mutuel est corrélé à la délivrance de jus pour le partenaire. De plus, les tendances pro-sociales sont aussi exprimées dans la fréquence de regard mutuel avant et pendant la délivrance de jus pour le partenaire.

Chez les primates le regard mutuel est un évènement social saillant (Emery 2000) qui potentialise la perception des expressions faciales (Hoffman et al 2007; Schrammel et al 2009). Nos analyses statistiques ont de plus montré que l'occurrence de regard mutuel est activement régulée. La recherche, ou l'évitement d'une telle interaction sociale pourrait expliquer les tendances sociales de nos animaux. En effet, compte tenu de l'absence de réciprocité trouvée pour ce genre de choix sociaux, nous estimons que les conditions ne sont pas réunies pour que ces animaux aient conscience de « donner » à autrui. Bien qu'ils se soient montrés capables d'effectuer des tâches d'échange (Pelé et al 2010a), nous pensons que lors de nos expériences les animaux réagissaient plutôt aux conséquences même de leur choix qu'à leur signification ultime. Le don de nourriture ne semblant pas être un comportement très écologique chez les macaques, nous pensons que c'est l'interaction sociale que les animaux avaient au travers de leur regard qui donnait de la valence à ces événements. Un animal ne souhaitant pas être en contact social avec un congénère ne créera pas un environnement propice à l'interaction, à l'inverse un animal en recherche de contacts sociaux évaluera positivement l'occurrence de regards mutuels.

Un tel mécanisme pourrait aussi expliquer le fait que dans de précédentes études ainsi que dans la nôtre, les individus dominants semblaient plus enclins à délivrer de la récompense à tous leurs partenaires. En effet, les dominants sont, par définition

chez les primates, ceux ayant le moins de raison de craindre l'agression d'autrui, les interactions sociales sont donc de leur point de vue plus souvent agréables qu'avversives.

Il est toutefois peu probable que les décisions sociales des macaques ne s'expliquent que par une variable unique. Ainsi l'ordre de délivrance du jus semble aussi avoir une influence sur le choix de l'acteur. Une étude a montré que pour une même paire de singe, lorsque l'acteur n'était pas récompensé, il agissait de manière pro-sociale, alors que lorsqu'il était récompensé en même temps que son partenaire, il préférait boire son eau seule qu'en même temps que son partenaire (Chang et al 2011). Nous considérons qu'une délivrance simultanée de récompenses peut exacerber les composantes compétitives existantes lors de la consommation de nourriture en groupe, inhiber les tendances pro-sociales en modulant le jugement social des animaux et donc expliquer ces comportements. D'autres expériences testant spécifiquement cet effet seraient souhaitables pour pouvoir interpréter de manière plus fine les tendances de certains singes à donner du jus à leur partenaire plutôt qu'à personne.

D'un point de vue évolutif, il a été suggéré que la recherche et la consommation de nourriture en groupe pouvaient augmenter les chances de trouver des ressources et optimiserait la détection des prédateurs (Agetsuma 1995; King and Cowlishaw 2009a). Un comportement grégaire observé même chez des invertébrés (de Bono et al 2002). Il est alors cohérent que des mécanismes proximaux motivant l'alimentation en groupe aient pu émerger. Néanmoins chez les primates l'existence d'une structure sociale dynamique influence profondément la perception sociale d'un individu en tant qu'allié ou ennemi potentiel. Il semble alors cohérent qu'à travers des modulations de leurs jugements et de leurs motivations sociales les macaques décident de se nourrir seuls ou en groupe (Brennan and Anderson 1988; Otani et al 2014b).

Notre étude montrant l'absence de réciprocité entre ces échanges de jus suggère ainsi que la perception de ces événements semble différente entre l'homme et le macaque. Par conséquent, les expériences de prise de décision sociale chez le primate bénéficierait de l'utilisation d'autres modalités que la nourriture pour étudier les échanges d'événements positifs (Watson and Caldwell 2009).

#### **D. Motivations associées à l'évitement d'un stimulus aversif.**

La théorie de la récompense vicariante peut aussi être étendue à une expérience aversive. Cette extension est en fait déjà considérée par les théories simulationnistes de l'empathie. Ainsi un individu éviterait d'infliger inutilement un événement désagréable à autrui pour plusieurs raisons :

(1) car il prédirait que cette expérience provoquera une émotion négative, similaire à si ce même stimulus lui était infligé.

(2) car cela irait à l'encontre de ses motivations sociales (c.-à-d. dégrader les relations sociales établies entre lui et autrui) ?

(3) car il préférerait éviter les représailles directes d'un congénère

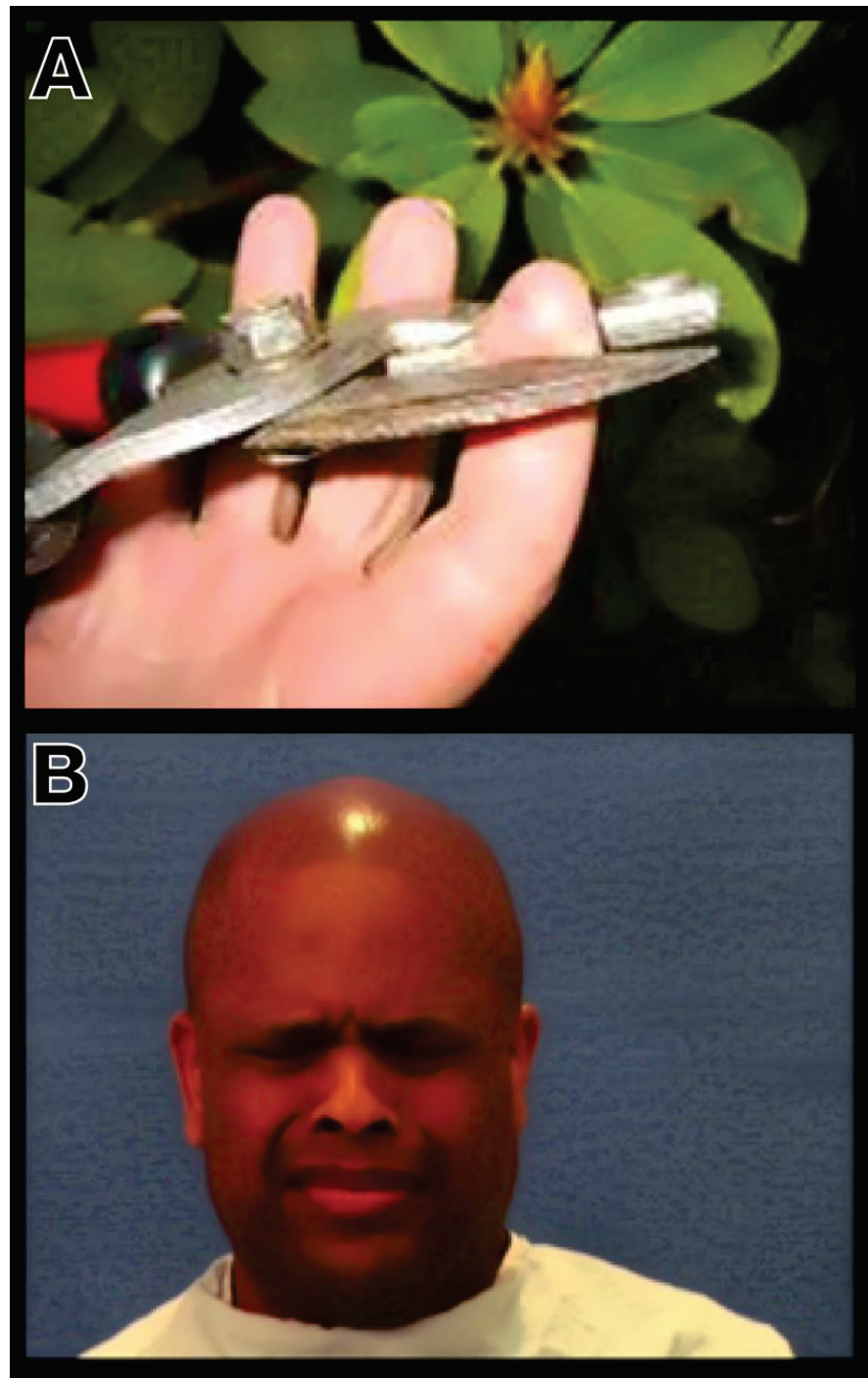
Pour l'homme il semble clair que ces trois explications coexistent et que chacune possède un poids différent en fonction du contexte de décision et de l'identité d'autrui.

Le fait que seuls les singes exprimant une sensibilité au bien-être de leur partenaire au travers de leurs décisions augmentent leur chance de cligner des yeux avant et lors de la délivrance du jet d'air comprimé vers le visage de leur partenaire pourrait être une preuve du mécanisme n° 1. En effet, cette réaction pourrait être interprétée comme le fait que le singe réagit « comme si » il allait recevoir un jet d'air lui-même, la sensibilité d'autrui étant devenue une extension de sa propre sensibilité. Toutefois,

des explications alternatives peuvent être considérées : ces clignements d'yeux pourraient représenter une réponse défensive générique suite à la perception d'un danger quelconque. Néanmoins si tel était l'unique sens de ce comportement, il serait logique que la majorité des singes réagissent ainsi indépendamment de l'identité de leur partenaire. Or, comme nous l'avons déjà mentionné ce n'est pas le cas, certains singes, lors de leurs décisions, ne prennent pas en compte la délivrance d'un stimulus négatif envers certains de leurs partenaires.

On pourrait aussi considérer que les animaux mimaient les réactions d'anticipations de clignement du partenaire. Or, aucun lien entre le taux de clignements anticipatoires du partenaire et de l'acteur n'a été trouvé, suggérant une indépendance de ces deux phénomènes. L'amplification de ce comportement défensif semble bien être modulée par une émotion engendrée par la prédiction d'une conséquence négative sur autrui. En outre, le fait que cet effet dépende du partenaire plaide en faveur de la théorie de l'évaluation cognitive des émotions (Brosch and Sander 2014) car elle intègre les variations des réactions individuelles face à un même stimulus.

Il serait a priori impossible de démontrer qu'un tel processus ne résulterait qu'exclusivement d'un processus interne. Le système nerveux ayant été sélectionné premièrement pour agir et non pour penser, son rôle principal est de répondre aux stimuli de l'environnement extérieur cela dans le but de maintenir sa structure interne. La potentialisation du clignement des yeux que nous avons observé chez les animaux se souciant du bien-être d'autrui pourrait être analogue aux comportements d'un homme visionnant des images générant de l'empathie (Figure 30). Ce parallèle flagrant souligne l'existence de mécanismes involontaires et non intentionnels initiant nos réponses empathiques.



**Fig.30.** (A) *Exemple de stimulus visuel utilisé pour évoquer des sensations empathique chez l'homme* (B) *Exemple de réaction d'un sujet humain.* Source: Jean Decety, Université de Washington, Seattle.



Le mécanisme n° 2 semble aussi cohérent compte tenu du fait que le taux d'évitement de stimulus négatif pour le partenaire corrélait avec l'attribution de stimulus positif, engendrant des contacts sociaux au travers du regard.

Concernant le mécanisme n° 3, une étude a montré l'influence de la présence d'un dominant sur le comportement d'un singe subordonné et cela même si le dominant était de l'autre côté d'une paroi certes transparente mais infranchissable (Schaub 1995). Cependant, lors de nos expérimentations, nous n'avons pas observé, d'une part des comportements agressifs des macaques envers leur partenaire et de l'autre une tendance accrue des individus dominés à éviter d'infliger un jet d'air à leur partenaire. Au contraire, il semblait que les individus dominants soient plus enclins à se soucier du bien-être de leurs congénères. Il est donc peu probable que les comportements sociaux observés soient expliqués par une crainte de représailles.

Nous avons observé une modulation des réponses empathiques des acteurs par l'identité de l'individu soumis au stimulus aversif, suggérant que la valeur du bien-être d'autrui n'est pas constante. Mais comment expliquer que le bien-être d'un individu ait plus de valeur que celui d'un autre ?

En adoptant une vision machiavélique de l'intelligence sociale des macaques, on pourrait spéculer qu'un individu pourrait rentrer dans une logique de séduction d'un tiers pour obtenir son soutien, ses faveurs ou simplement sa compagnie. Un point essentiel à l'accomplissement de ce plan serait que le partenaire n'associe pas la présence de l'individu séducteur comme un stimulus aversif. Pour cela, il est nécessaire de se soucier du bien-être de l'autre et de ne pas lui faire ressentir inutilement d'expériences négatives, ce qui passe premièrement par un comportement d'inhibition plutôt qu'un comportement d'aide proactive. Cette interprétation est en accord avec la précédente concernant la gratification de jus : plus un individu est enclin à rentrer en interaction sociale avec son partenaire, plus il sera attentif à la sensibilité d'autrui, ainsi ses actes seraient cohérents avec ses

motivations sociales. De plus, les relations fortes existantes entre les clignements d'yeux et les regards mutuels plaident en faveur de l'existence d'une variable interne sous-jacente influençant de manière cohérente les décisions sociales des animaux. À la lumière des validations expérimentales des théories du marché biologique, nos résultats suggèrent que la valeur du bien-être d'autrui pourrait être reliée à la valence de l'interaction sociale car ces deux concepts sont influencés par la valeur subjective de l'individu et des services qu'il serait en mesure de proposer (Noë and Hammerstein 1994; Fruteau et al 2009).

Une vision moins machiavélique du monde social des macaques postulerait que ces animaux sont émotionnellement impliqués dans le maintien de leurs relations sociales. Ils pourraient ainsi souffrir d'une rupture et jouir de la création d'un lien sociale. Prendre en compte le bien-être de l'autre pourrait servir à la fois à éviter d'être socialement rejeté et participerait à l'acceptation d'un individu dans le groupe. D'autres comportements, comme la faculté à se réconcilier, pourraient plaider en faveur d'une motivation à préserver les liens sociaux. Une modulation de leur système d'attachement pourraient d'ailleurs expliquer comment les jeunes mâles macaques arrivent à s'extraire de leurs groupes sociaux d'origine pour en intégrer un autre alors que quelques mois auparavant, ils en étaient tout bonnement incapables. De plus, les phénomènes d'acceptations et de séductions précédemment évoqué pourraient prendre tout leur sens lors des tentatives d'intégrations de ce jeune mâle dans son nouveau groupe social. On note que c'est sûrement au travers de la tolérance sociale exprimée en leur présence que les macaques peuvent appréhender leur statut au sein du groupe.

La mesure d'une modulation des réactions affectives en prédiction et en conséquence d'une décision antisociale nous permet de faire un lien entre les théories expliquant les mécanismes d'empathie humaine et le fonctionnement social des primates non-humains. Nos résultats apportent les premières preuves

expérimentales qu'une composante émotionnelle semble intimement impliquée dans la prise de décision sociale chez le macaque.

### **D.1 Théorie simulationniste de l'empathie et leur limites**

Les facultés d'empathie résideraient dans une représentation partagée de l'action, une résonance des émotions (Jeannerod 1994; Preston and De Waal 2002; Gallese 2007). La sensibilité d'autrui pourrait être considérée comme une caractéristique intrinsèque d'un congénère. Tout comme les singes sont capables de catégoriser une pierre comme étant dure, sans pour autant devoir prendre la perspective du minéral, ils pourraient catégoriser leurs congénères comme sensibles, au sens large, c'est-à-dire percevant des sons, de la lumière et ressentant des sensations et des émotions plaisante ou déplaisante. L'établissement de la valence de l'expérience d'autrui se ferait à la fois sur la base de l'observation de leurs manifestations émotionnelles mais aussi grâce à un processus d'analogie avec les expériences passées de l'observateur.

Des patients ayant des lésions du cortex somatosensoriel ont montré des difficultés à reconnaître les expressions émotionnelles faciales (Adolphs et al 2000), suggérant une implication commune des réseaux permettant de produire et de reconnaître ces émotions. Cependant, chez l'homme, bien que les mécanismes de représentation partagée semblent jouer un rôle crucial dans la compréhension des émotions et des actions d'autrui, ces processus ne sont sûrement pas les seuls permettant l'appréhension d'autrui. Par exemple en étudiant la présence d'empathie chez des personnes insensibles à la douleur de manière congénitale, il a été montré que ces individus parvenaient quand même à évaluer le degré de souffrance d'autrui à partir de l'expression de leur visage (Danziger et al 2009). Comme ces patients le font nécessairement sans raviver des sensations douloureuses analogues, ils

imagineraient la douleur d'autrui grâce à un travail d'ordre cognitif et non un processus affectif.

Ce contre-exemple souligne la coexistence probable de plusieurs systèmes permettant d'évaluer le niveau de souffrance d'un congénère. L'utilisation de singe ayant une mutation génétique homologue à celle des patients insensibles à la douleur pourrait aussi préciser l'apport de chacun de ces systèmes dans la perception et la prise de décision associé à la souffrance d'autrui chez le primate non-humain.

En effet, les mécanismes de compréhension d'autrui ne se réduisent probablement pas à une activation partagée des représentations du vécu de l'observateur. La production d'émotions ne vise pas toujours à ressentir les mêmes émotions qu'autrui, qu'elles auraient chacune des origines différentes associées à des fonctions sociales et/ou des réactions motrices(Lewis et al 2008; Panksepp and Lahvis 2011).

Les modèles animaux apportent une alternative indispensable pour pouvoir étudier les bases biologique et évolutive des systèmes limbiques, décisionnels et de leurs interactions. Les théories simulationnistes récoltent de plus en plus de faits expérimentaux suggérant la présence de ces mécanismes chez la majorité des animaux (Fraser and Bugnyar 2010; Atsak et al 2011; Ladevèze et al 2011; Ostojic et al 2013). Le traitement cognitif des émotions empathiques pourrait être néanmoins plus complexe chez les espèces hautement sociabilisées comme les primates (Yamamoto and Takimoto 2012).

## **E. Variables internes et prise de décisions**

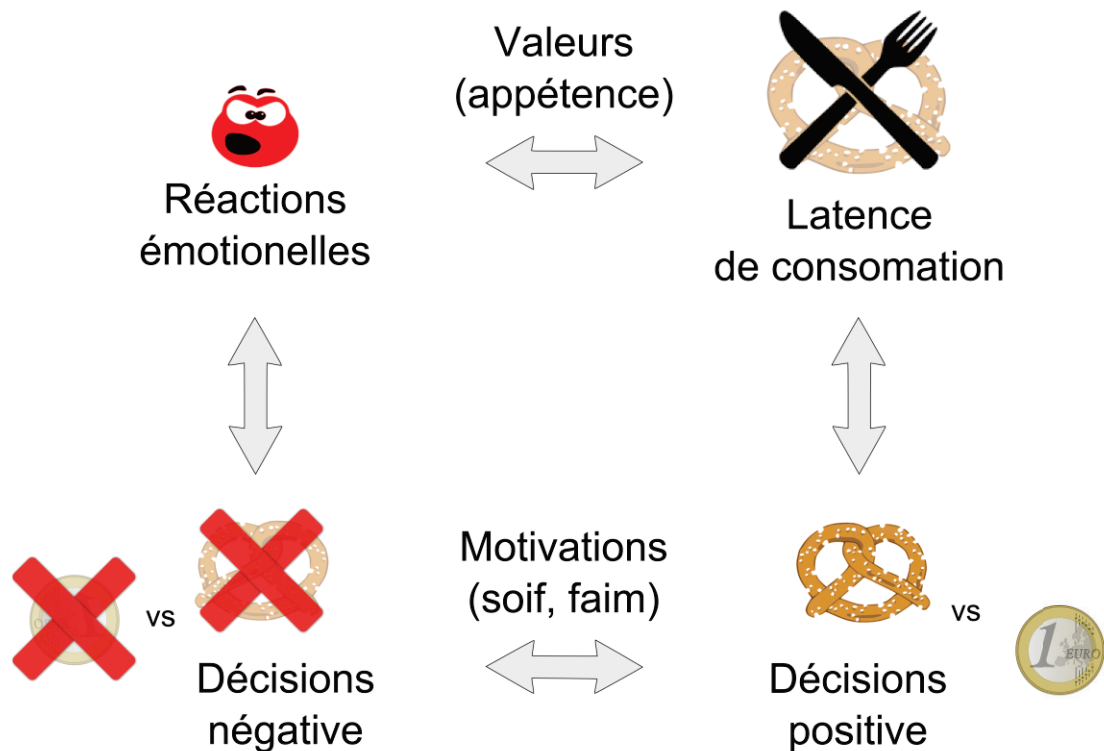
Au sein de notre système nerveux central ,il existe des neurones encodant la valeur intrinsèque d'un objet ou d'une action (Tremblay and Schultz 1999; Matsumoto and Hikosaka 2009). L'utilisation de ces concepts lors d'une prise de décision sociale ou

non-sociale permet d'avoir une vision globale des réseaux permettant de motiver des actions, en prédiction d'un but ou en réaction à un stimulus. La figure 31 présente un parallèle entre les données apportées par nos études chez le macaque et des réactions analogues en condition non-sociale. Bien que pouvant paraître éloignées ces deux situations son plus proches qu'elles n'en n'ont l'air. La situation proposée en condition non sociale (Figure 31A) consiste à imposer le choix consistant d'une part en l'acquisition (décision positive) et de l'autre en la perte (décision négative), d'un aliment (exemple, un bretzel) ou d'un objet d'une valeur différente (exemple, de l'argent). Les décisions lors de ces choix dans les conditions positives et négatives vont toutes deux être logiquement influencées par la motivation à consommer le bretzel, c'est-à-dire la faim. De même la latence de consommation lors de l'acquisition de l'aliment et les réactions émotionnelles lors de la perte de l'aliment vont être aussi corrélée à la faim. Néanmoins, ces deux comportements seront aussi informatifs vis-à-vis de la valeur subjective de l'aliment, c'est-à-dire son appétence. Cela est d'autant plus clair si l'on a considéré ce même type de choix en remplaçant ce bretzel par votre plat favori.

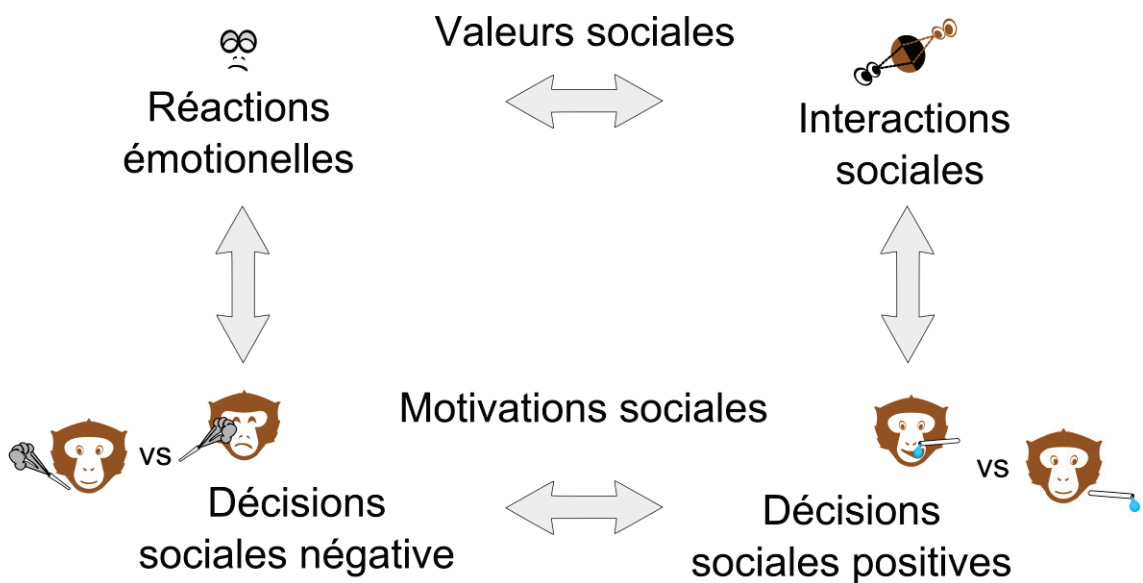
Le besoin de créer la motivation, puis une optimisation du comportement, via l'attribution de valeurs abstraite aux objets et aux actions, permet de subvenir aux besoins élémentaires de la manière jugée la plus agréable.

En ce qui concerne les résultats de nos expériences de décisions sociales chez le macaque, la convergence de nos mesures de réaction émotionnelles et d'interactions sociale à la suite de décision pro- ou anti- sociale nous permet de définir l'existence d'une motivation sociale et donc de besoins sociaux ainsi que d'un système d'attribution de valeur sociale. En effet, d'une part, les comportements sociaux dans des contextes positif et négatif sont cohérents entre eux et de l'autre la volonté d'interagir (une sorte de consommation) est reliée à la volonté de ne pas attenter inutilement à l'intégrité physique du partenaire avec lequel l'on souhaiterait interagir (une sorte de protection contre la perte sociale).

## A. Non-social



## B. Social



**Fig 31.** Significations des relations entre variables comportementales (A) Dans un contexte de choix non-sociaux. (B) Dans un contexte de choix sociaux.

Il serait maintenant intéressant d'étudier chez le primate non-humain les systèmes générant les besoins et les motivations sociales et de savoir si les systèmes centraux d'attribution de valeur sociale et non-sociale possèdent une origine évolutive commune (Azzi et al 2012; Báez-Mendoza and Schultz 2013; Ruff and Fehr 2014).

## **F. Raisons évolutives de l'empathie émotionnelle**

Pouvoir prédire le déplacement d'un autre être vivant est une capacité cruciale lorsque les interactions proies-prédateurs sont considérées. Pareillement, pouvoir considérer le niveau de perception d'une proie ou d'un prédateur semble essentiel à la survie de nombreuses espèces animales. De même, être sensible aux intentions d'autrui, c'est-à-dire pouvoir prédire son comportement, pourrait se révéler utile pour éviter de fuir systématiquement à la vue d'un prédateur. À l'inverse, les avantages relatifs à la conceptualisation d'autrui en tant qu'être sensible semblent moins clairs. En prenant le point de vue d'un carnivore, il serait désavantageux de considérer le bien-être de ses proies. À l'inverse, pour les animaux dont la reproduction dépend du consentement du congénère de sexe opposé, éviter les expériences sensorielles négatives et promouvoir les expériences positives pour l'autre partenaire devrait logiquement influencer les chances de reproduction du couple. L'attribution d'une sensibilité, d'une valence dans les expériences sensorielles d'autrui semble donc avoir une fonction intrinsèquement sociale. Chez le macaque, la faculté de pouvoir manipuler les autres lors de séance d'épouillage sociale plaide en faveur de l'existence d'un système de représentation de la sensibilité d'autrui.

Contrairement aux squelettes, les comportements ne se fossilisent pas. Cependant, certains estiment que l'ancêtre commun des mammifères vivait aussi au sein d'un groupe social (Ladevèze et al 2011). Ainsi, il est probable que les mécanismes



permettant une conception de la sensibilité d'autrui aient une racine commune chez tous les mammifères. Cela semble d'autant plus vrai si l'on considère les mécanismes permettant de réagir de manières adaptées aux besoins et à la détresse de sa progéniture.

### **F.1. Dissociation entre l'empathie pour la progéniture et pour les congénères**

D'un point de vue évolutif, réagir à la détresse de sa progéniture et réagir à celle de ses congénères sont des mécanismes semblant avoir des buts distincts (Preston 2013). Le premier est directement lié à la survie de sa progéniture et donc de ses gènes, un goulot d'étranglement dans le phénomène de sélection naturelle. Alors qu'être sensible aux manifestations émotionnelles d'un congénère, de plus de sexe opposé, semble avoir, comme nous le discuterons, d'autres fonctions relatives au maintien de la cohésion de groupe. Chez d'autres espèces animales, il a été démontré que les poules (*Gallus gallus*) sont émotionnellement sensibles à la détresse de leurs petits mais pas à celle d'un congénère (Edgar et al 2011; Edgar et al 2012). De plus, nous pouvons citer l'exemple bien connu de clepto-parasitisme par le Coucou gris (*Cuculus canorus*) qui pond ses œufs dans le nid d'autres espèces d'oiseaux dont les capacités à répondre aux émotions de leur petit peuvent être manipulées par le jeune coucou. À l'inverse, personne n'a jamais vu un coucou adulte se faire offrir de la nourriture par une autre espèce d'oiseau. Les systèmes répondant à la détresse d'autrui ou de sa progéniture semblent donc être partiellement indépendants. Ces exemples suggèrent que l'empathie des primates est constituée de différents mécanismes cognitifs répondant chacun à des contraintes évolutives spécifiques.

## **F.2. Empathie en tant que mécanisme de maintien de la cohésion du groupe**

Il a été démontré qu'une instabilité sociale dans le groupe réduisait les chances de survie et la compétitivité des individus le composant (McFarland and Majolo 2013; Kerhoas et al 2014). Ainsi, il est cohérent de postuler l'existence d'un système de maintien de la cohésion sociale. Une des composantes de ce système consisterait à inhiber les comportements nuisant inutilement à l'intégrité d'autrui.

Toutefois, est-ce que le groupe aurait besoin que la totalité de ses membres expriment des facultés empathiques pour bénéficier des avantages de celle-ci sur la cohésion de groupe ? Les individus dominants étant plus influents que les individus dominés, on pourrait penser que la présence d'empathie émotionnelle serait plus cruciale chez certains membres de la troupe que chez d'autres. En effet, les agissements et les décisions sociales des individus dominants influent d'avantage sur le devenir de la troupe, notamment au travers des interactions agonistiques et des dynamiques de mouvements du groupe (King and Cowlishaw 2009b; King and Sueur 2011). Un comportement inutilement violent de l'individu dominant pourrait ainsi engendrer une dégradation inutile de la cohésion de la troupe, le rendant moins apte d'un point de vue de la sélection de groupe. Nos résultats ainsi que ceux d'autres études suggèrent que les individus de haut rang hiérarchique auraient une sensibilité, une intelligence et un intérêt social plus développé que les individus de bas rang hiérarchique (Massen et al 2010; Chang et al 2011). Bien que nous ne sachions pas si ces observations sont des causes ou des conséquences du statut hiérarchique de l'animal, nous pouvons imaginer que ce développement des aptitudes sociales chez les individus dominants pourrait permettre une meilleure gestion de la dynamique de groupe et avoir été ainsi sélectionné par l'évolution. Une autre hypothèse, n'excluant pas la précédente, serait d'estimer qu'une meilleure expertise sociale augmenterait les chances d'un macaque d'atteindre le haut de la hiérarchie et augmenterait donc son potentiel reproductif.

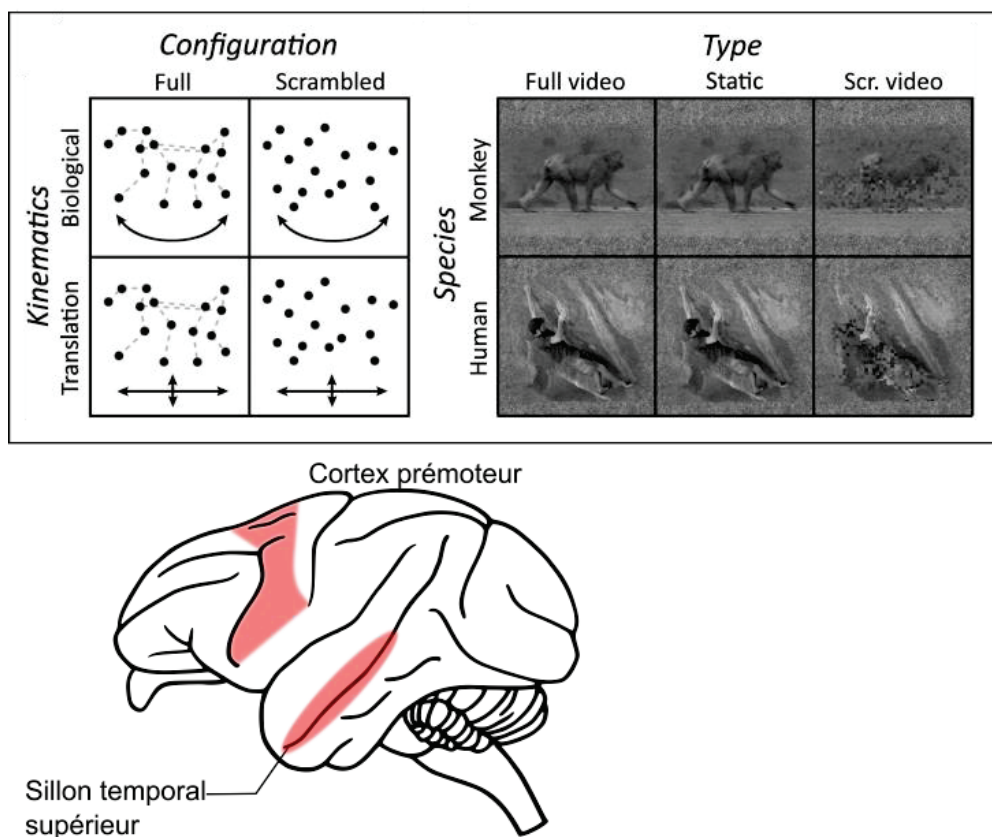
Une ritualisation des comportements agonistiques représente souvent l'essentiel des comportements agressifs entre membres d'un même groupe social (Lorenz 1969; Laborit 1994). Néanmoins, les mécanismes biologiques permettant une modulation de l'agressivité entre membres d'un même groupe ne sont pas encore élucidés. L'agression n'étant jamais gratuite, elle peut être dans certains cas préméditée et résulte du calcul du bénéfice matériel ou social prédit à la suite de l'agression ; l'ampleur de ces bénéfices module la force de l'agression. Nous pensons que dans ce mécanisme de décision sociale, la prédiction des conséquences de ses actes sur autrui, qu'il soit bénéfique ou non, serait pris en compte, particulièrement si la cible de l'agression est un individu socialement proche. Les modulations des comportements délétères pour autrui permettraient donc de maintenir au travers de l'intégrité de chaque individu l'intégrité du groupe sociale entier.

## **G. Mécanismes proximaux de l'empathie**

L'empathie n'est pas un processus unitaire, il repose sur de nombreuses bases biologiques et cognitives. Une idée sous-jacente à notre travail est qu'autrui doit posséder une « porte d'entrée » dans le monde sensoriel de l'observateur, car ce qui ne se manifeste pas n'a pas d'existence. Une fois que l'information sensorielle a pu être identifiée comme sociale, différents mécanismes cognitifs pourraient traiter ces informations et décider de l'action, ou l'absence d'action, la plus appropriée. Nous allons donc maintenant exposer certains systèmes que nous considérons comme des prérequis à l'empathie émotionnelle.

### **G.1. Catégorisation du vivant**

Les capacités à distinguer l'inerte du biologique, à partir du mouvement, pourraient être considérées comme une des bases de la cognition sociale. Des études utilisent



**Fig 32.** Illustration des méthodes et des aires cérébrales de la perception du mouvement biologique, modifié d'après Jastorff 2012.

des vidéos composées de points bougeant en donnant l'illusion d'un mouvement biologique pour identifier des réseaux de neurones dédiés situés principalement dans le cortex prémoteur ainsi que dans le sillon temporal supérieur (Figure 32) (Oram and Perrett 1994; Nelissen 2006; Jastorff et al 2012). En contraste avec l'apparente simplicité des stimuli utilisés, des intentions ou des émotions transparaissent au travers du mouvement de ces points. L'interprétation par le cerveau social de ces dynamiques de mouvement pourrait permettre d'inférer des informations appartenant à différente dimension sociale. On imagine par exemple que le statut hiérarchique d'un individu pourrait résider dans la dynamique de ses mouvements, reflétant ainsi un niveau d'assurance ou un état émotionnel caractéristique d'un individu dominant ou dominé.

## **G.2. Catégorisation des informations sociales**

Nos résultats suggèrent que les animaux pourraient catégoriser les états émotionnels d'autrui. Ils se baseraient sur leurs expériences perceptuelles classiques (vue, odorat, toucher, etc.) auxquelles s'ajouteraient les réactions de leur propre système limbique. Toutefois, à l'instar des pigeons discriminant une peinture de Picasso d'une peinture de Monet, catégoriser ne signifie pas « comprendre » (Watanabe et al 1995).

Dans les signaux sociaux, un certain nombre d'informations peuvent être véhiculées et catégorisées par l'observateur. L'analyse méticuleuse des différents cris d'alerte a montré que ceux-ci pouvaient contenir des informations relatives à l'identité des agresseurs ou au contexte d'agression (Gouzoules et al 1984; Gouzoules and Gouzoules 2000). Les manifestations émotionnelles des macaques sont donc réellement multimodales (Micheletta et al 2013). Chaque individu agit comme un filtre face à cette masse d'informations. Le traitement cognitif, la hiérarchisation et la régulation des émotions empathiques semblent être indispensable à une navigation efficiente au sein du monde social, sans cela l'individu serait submergé et verrait la majorité de ses actions interrompues par un nouveau stimulus social.

## **G.3. Modulations biologiques et cognitives de l'empathie**

Il semble exister une interaction entre l'empathie envers un congénère et les besoins physiologiques ou psychologiques de l'observateur. Ces mécanismes influençant les motivations ou l'attention d'un individu pourraient aussi diminuer la saillance d'une manifestation émotionnelle d'autrui. Ces modulations se font par le biais de différentes hormones, par exemple les stéroïdes influencent les comportements sexuels probablement en influençant aussi la saillance d'un congénère de sexe opposé fécond (Adkins-Regan 2005; Anestis 2010). Toutefois dans la mesure où ces hormones peuvent agir directement ou indirectement sur l'excitabilité des neurones,

il est parfois difficile de distinguer les implications hormonales des implications purement neuronales dans la modulation des comportements.

En premier lieu, nous souhaitons rappeler que l'action sur le comportement social peut se faire de manière directe ou indirecte. Un animal affamé diminuera logiquement son niveau d'interaction sociale pour se concentrer sur la recherche de nourriture. Ce mécanisme pourrait refléter les premières décisions d'ordre social ayant dû être prises par nos lointains ancêtres communs, des invertébrés à reproduction sexuée. Dès lors qu'il y a présence simultanée de partenaire sexuel et de nourriture, il faut décider si la priorité est d'abord de se reproduire ou d'abord de consommer les nutriments présents (Leng et al 2008). Il semble donc logique que certaines hormones ayant un rôle dans une modulation d'ordre social aient aussi des implications physiologiques cohérentes avec une prédisposition sociale. À l'inverse, on peut spéculer l'existence d'une composante purement sociale dans l'effet d'une hormone. La perception de l'autre en tant que stimulus potentiellement aversif nuit à l'interaction sociale. Ainsi, certaines hormones, comme l'ocytocine, semblent spécifiquement diminuer la saillance des stimulus sociaux négatifs (par exemple une expression faciale d'agression) (Parr et al 2013). Parallèlement, ces mêmes hormones augmentent la saillance des stimulus sociaux positifs (Marsh et al 2010) et ainsi permettent une expérience plus récompensante de l'interaction sociale. D'autres mécanismes biologiques semblent être impliqués dans la motivation sociale et dans une sorte de mécanisme de « satiété sociale », notamment au travers du système opioïdérique (Panksepp et al 1980; Keverne et al 1989; Martel et al 1995b).

L'interaction entre les systèmes hormonaux et la cognition sociale est donc concrète. Le but de ce bref exposé n'est pas d'être exhaustif quant aux mécanismes de modulation du comportement et de la motivation sociale mais plutôt de suggérer que cette dimension pourrait expliquer une partie des résultats de nos analyses corrélationnelles des comportements lors de notre tâche de décision sociale. En

effet, de nombreux facteurs externes pourraient avoir influencé l'état des systèmes hormonaux impliqué dans la modulation des comportements sociaux. Ainsi le dosage de certaines hormones avant la tâche de décision sociale pourrait nous informer sur l'interface existant entre cognition et hormones sociales. Dans ce domaine, beaucoup reste encore à découvrir, une attention particulière portée à ces composantes biologiques pourrait permettre une meilleure compréhension des mécanismes de modulation la prise de décision sociale chez le primate (Adkins-Regan 2005; Anestis 2010).

#### **G.4. Le cerveau social**

L'hypothèse du cerveau social postule que l'évaluation des interactions sociales existant entre congénères génère un modèle d'une complexité inégalant tous les autres modèles nécessaires à la survie d'un individu dans son environnement. En effet, les animaux prenant en compte non seulement l'historique de leurs interactions vécues avec leurs congénères mais aussi l'historique des interactions observées entre congénères doivent pouvoir gérer un grand nombre d'informations sociales. Ainsi, lorsque les pressions de sélection relatives à la place de l'individu au sein du groupe social surpassent celles issues de l'environnement non-social, l'émergence de réseaux de neurones dédiés spécifiquement aux traitements des informations sociales devient d'autant plus avantageuse (Humphrey 1976; Dunbar 1998). L'abstraction du monde social permet de moduler les motivations sociales vers un individu, indépendamment de ses manifestations comportementales actuelles. De tel processus peuvent motiver une grande variété de comportements sociaux, allant de la vengeance aux manifestations affiliatives spontanées.

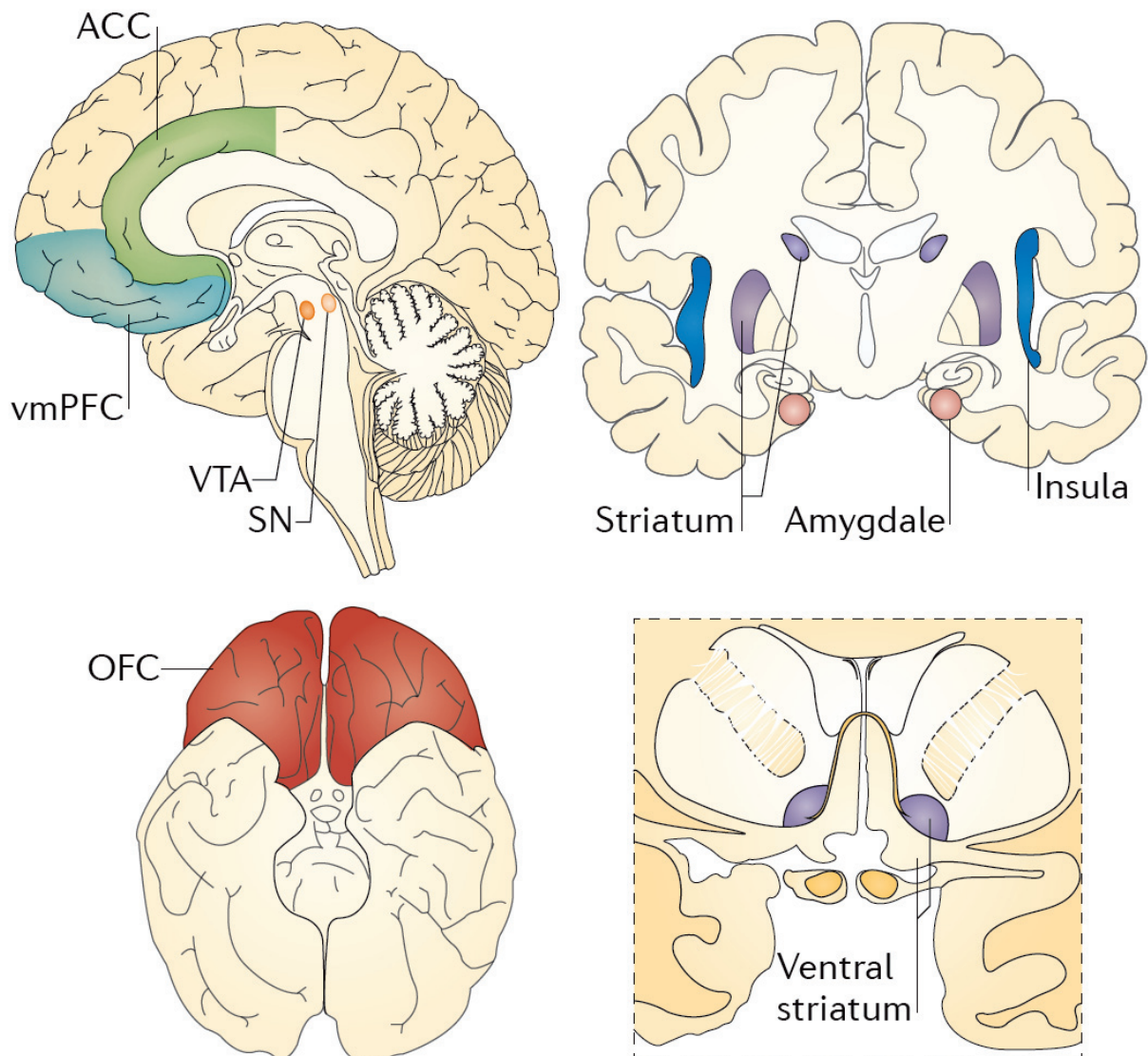
Chez l'homme, le sens et la manipulation des signaux sociaux sont plus facilement accessibles (Figure 33). Ainsi les études en IRMf ont permis de décrire un réseau d'aires cérébrales impliqué dans la cognition sociale (Kanai et al 2011; Mars et al



2013; Ruff and Fehr 2014). Toutefois, un des enjeux des neurosciences utilisant le primate non-humain est de pouvoir aussi décrire ces réseaux lors de perceptions et décisions sociales. L'établissement d'enregistrements neuronaux, à l'échelle de la cellule, offre chez l'animal des possibilités descriptives difficilement accessibles chez l'homme. Certaines études ont récemment commencé à décrire des neurones étant impliqués dans des événements sociaux (Fujii et al 2007; Santos et al 2012; Azzi et al 2012; Livneh et al 2012; Chang et al 2012; Tsunada and Sawaguchi 2012; Baez-Mendoza et al 2013).

De plus, des études en IRMf de l'homme, notamment certaines méta-analyses, prédisent l'existence de neurones impliqués à la fois dans la production et la reconnaissance des émotions (Jackson et al 2005; Lamm et al 2007; Pfeifer et al 2008). À l'image des neurones miroirs de l'intention, ces neurones seraient des miroirs de l'émotion (Rizzolatti and Sinigaglia 2008; Bastiaansen et al 2009). Des méta-analyses suggèrent une localisation de ces neurones miroirs émotionnels dans l'insula antérieure (Lamm and Singer 2010; Fan et al 2011; Mutschler et al 2013). En effet, en plus de son implication probable dans la production de sentiment empathique chez l'homme, la stimulation de sous-régions de cette aire cérébrale chez le singe produit des comportements de dégoût et de rejet de nourriture (Caruana et al 2011). On note aussi une activation de l'insula antérieure lors de l'observation et de la production de mimique de dégoût chez l'homme (Wicker et al 2003). Cette émotion pourrait avoir un rôle dans la transmission de comportements alimentaires entre la mère et l'enfant et pourrait être, dans l'histoire de l'évolution, une des premières émotions empathiques impliquant une régulation sociale.

L'enregistrement des neurones de l'insula antérieure lors d'une tâche de décision sociale chez le macaque pourrait donc permettre de tester ces hypothèses et ainsi de mieux connaître les réelles implications de la partie antérieure de l'insula dans la production d'émotions empathiques et la prise de décisions sociales.



**Fig. 33.** Réseaux de la prise de décision sociale. On estimerait que des boucles d'interactions entre les régions sous corticales (amygdale, striatum...) et corticales donneraient la valence aux stimuli sociaux. Une computation plus fine des informations sociales seraient effectuée au sein même des régions corticales (ACC, OFC ...).

ACC : cortex cingulaire antérieur, OFC : orbito frontal cortex, vmPFC : cortex frontale ventromedian, VTA : aire tegmentale ventral, SN ; substance noire. D'après Ruff and Fehr 2014.

## H. Ontogénie de l'empathie

L'ontogénie des capacités d'interaction sociale a été révélée par les travaux portant sur l'attachement des jeunes primates à leur mère (Harlow and Harlow 1965; Harlow et al 1965). En accord avec certains postulats de la psychologie freudienne, il existe des périodes cruciales où les contacts sociaux vont déterminer le fonctionnement psychique de l'animal, notamment au travers de l'établissement de ses représentations sociales (Capitanio and Mason 2000).

Chez le macaque, la relation mère-enfant est caractérisée par une forte fréquence d'échanges sociaux (Ferrari et al 2009). Différent style de relations semblent pouvoir influencer les comportements sociaux des futures adultes (Graves et al 2002; Maestripieri et al 2009b). De plus, des observations récentes relatent une différente manière de manipuler des objets lorsque la mère est observée par son enfant (Masataka et al 2009), suggérant des mécanismes favorisant la transmission de savoir entre l'adulte et le juvénile. Il est ainsi possible de considérer qu'il pourrait en être de même pour certains comportements sociaux. Il est intéressant de noter que ce phénomène de transmission rend plausible la présence de comportements distincts chez différent groupes de macaques, sans nécessairement impliquer des variations d'ordre génétique (Leca et al 2010). En effet, le comportement de réconciliation a par exemple été montré comme étant influencé par l'environnement social des macaques (de Waal and Johanowicz 1993; Aureli et al 1997). Il existe donc un apprentissage social réel qui pourrait influencer les interactions d'un individu mais aussi celle de tous ceux qui croiseront sa route. Dans la mesure où un stimulus n'évoque une émotion que s'il est jugé pertinent, l'apprentissage du sens du monde social est crucial pour pouvoir éprouver des émotions appropriées et avoir ainsi un comportement adapté aux normes du groupe d'appartenance. Il serait intéressant de savoir si des divergences « culturelles » pourrait expliquer des spéciations sympatrique induites par le fait que les mâles migrant de certain groupes vers

d'autres aient reçu une éducation répondant à des normes complètement inadaptées à celles de leur groupe d'accueil (Bernstein and Gordon 1979).

## **I. Motivations pour les comportements de jeu solitaire**

Lors de nos études nous nous sommes aussi intéressés aux motivations et aux fonctions du jeu, principalement du jeu impliquant la manipulation solitaire d'un objet. Ce comportement a déjà été observé chez les macaques dans la nature ainsi qu'en captivité (Torigoe 1987a; Nahallage and Huffman 2008; Graham and Burghardt 2010). D'un point de vue adaptatif, les comportements de jeu ont été proposés comme un moyen de tester les limites de l'environnement physique mais aussi de l'environnement social (Burghardt 2005). Cette motivation pour effectuer ce comportement fait écho aux considérations de la psychologie piagétienne sur les premiers jeux de l'enfant. Ce paradigme considère les jeux autotéliques comme une activité signifiant l'existence d'un début de liberté ou de spontanéité que l'individu acquiert par rapport aux déterminismes biologiques. Le fait que nous n'ayons trouvé aucun lien entre les comportements de jeu solitaire et les comportements sociaux ou alimentaires suggèrent que pour ces jeunes macaques manipuler et détruire un objet serait intrinsèquement intéressant.

Par conséquent, quand les projets de deux individus nécessitent de conserver à leur disposition un objet (ou un être) qui est aussi désiré par un autre être, il y a conflit. Et les individus apprennent que s'ils veulent garder l'objet (ou l'être) à leur disposition, ils devront rentrer en compétition et donc se méfier d'autrui (Vonk 1998). En outre, notre étude montre qu'une telle compétition entre les membres d'un même groupe social peut-être engendrée par la simple présence d'un objet, même si celui-ci ne répond pas à des besoins vitaux mais que sa possession ou sa manipulation possède un potentiel intrinsèque. Au-delà de la production même du comportement de jeu, l'ordre de possession de l'objet reflétant la hiérarchie du groupe, il est

possible, que les animaux utilisent l'objet pour signifier leur statut social, ce qui pourrait être intrinsèquement récompensant. Le fait que plusieurs animaux considèrent un objet comme valable engendre naturellement des conflits pour sa possession, ce qui chez les primates peut nuire à la production de comportements sociaux affiliatif.





## © Conclusion et perspectives

*« Rien n'est plus dangereux que la  
certitude d'avoir raison. »*

*François Jacob*



Nos approches expérimentales des comportements sociaux du macaque ont permis d'observer la dynamique fine de phénomènes jusqu'alors inaccessible. Ces mesures ont précisé nos conceptions des perceptions sociales de ces singes. Les mécanismes impliqués dans l'attribution de valence aux expériences d'autrui semblent être partagés avec ceux utilisés pour catégoriser les propres expériences de l'individu.

De plus, les macaques semblent posséder des moyens de signifier à autrui, notamment au travers d'un regard, que son action leur est bénéfique. Nous avons en effet déterminé pour la première fois un lien existant entre fréquence de regard mutuel et la motivation sociale. Au sein du monde animal, ce comportement pourrait représenter le mécanisme de communication social le plus homologue à ceux de l'homme.

Ensemble, ces processus de communication affective permettent aux macaques d'agir en tenant compte du bien-être de leur congénère. Nous pensons que cette capacité a été sélectionnée, entre autres, pour des raisons de maintien de l'harmonie du groupe social.

Bien que nous commencions à peine à connaître les bases biologiques de tous ces comportements sociaux, leur description suscite déjà de l'intérêt au-delà des sciences fondamentales relatives à la primatologie, aux origines de nos comportements ou aux neurosciences sociales.

En ce qui concerne la mesure des comportements sociaux, notre approche est complémentaire aux observations éthologiques classiques, elle participe à l'élaboration d'un modèle du fonctionnement social des macaques, notamment au travers de la gestion de leurs distances sociales. Cette méthode d'analyse n'est encore qu'à ces débuts, mais elle permet déjà d'allier des mesures quantitatives à une gestion plus éthique de l'expérimentation animale.

En plus des analyses de mouvement déjà réalisées, l'acquisition simultanée des vocalises, de l'attention des animaux ou de marqueurs physiologiques pourrait permettre une catégorisation automatique plus exhaustive de leurs comportements. De plus, en combinaison avec des manipulations pharmacologiques, une telle approche permettrait une description moins fastidieuse et plus objective des bases hormonales des comportements sociaux des primates. En dernière perspective, l'utilisation de dispositif d'enregistrements neuronaux sans-fil pourrait permettre d'avoir accès aux corrélats électrophysiologiques de comportements jusqu'alors inaccessibles dans des contextes de laboratoire, comme par exemple l'épouillage social.

En conclusion, l'étude de l'implication des composantes affectives dans les processus décisionnels des macaques s'est révélée être à l'interface de sciences distincte de par leur méthodologie, leur paradigme, leur épistémologie. Nous pouvons espérer que les neurosciences sociales, un domaine d'étude en pleine émergence, apporteront à nos sociétés des explications et des solutions concrètes concernant les mécanismes biologiques impliqués aux sens larges dans la cognition sociale. De tous les mécanismes complexes impliqués dans notre fonctionnement biologique, celui du rôle du système nerveux dans la régulation et la production de nos comportements sociaux fait partie de ceux dont la compréhension et la diffusion soient véritablement bénéfiques pour nos sociétés.

- Abbott A (2014) Biomedicine: The changing face of primate research. *Nature* 506:24–26.
- Adkins-Regan E (2005) Hormones and animal social behavior.
- Adolphs R, Damasio H, Tranel D, et al (2000) A role for somatosensory cortices in the visual recognition of emotion as revealed by three-dimensional lesion mapping. *J Neurosci* 20:2683–2690.
- Agetsuma N (1995) Foraging synchrony in a group of Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Folia Primatol Int J Primatol* 64:167–179.
- Aknin LB, Hamlin JK, Dunn EW (2012) Giving Leads to Happiness in Young Children. *PLoS ONE* 7:e39211.
- Ali SF, Newport GD, Scallet AC, et al (1993) Oral administration of 3,4-methylenedioxymethamphetamine (MDMA) produces selective serotonergic depletion in the nonhuman primate. *Neurotoxicol Teratol* 15:91–96.
- Allen C, Bekoff M (1997) *Species of mind the philosophy and biology of cognitive ethology*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Altmann SA (2006) A FIELD STUDY OF THE SOCIOBIOLOGY OF RHESUS MONKEYS, *MACACA MULATTA*\*. *Ann N Y Acad Sci* 102:338–435.
- Amici F, Aureli F, Mundry R, et al (2014) Calculated reciprocity? A comparative test with six primate species. *Primates J Primatol* 55:447–457.
- Amici F, Call J, Aureli F (2009) Variation in withholding of information in three monkey species. *Proc Biol Sci* 276:3311–3318.
- Anderson JR, Gallup GG (2011) Do rhesus monkeys recognize themselves in mirrors? *Am J Primatol* 73:603–606.
- Anestis SF (2010) Hormones and social behavior in primates. *Evol Anthropol Issues News Rev* 19:66–78.
- Anokhin AP, Golosheykin S (2010) Startle modulation by affective faces. *Biol Psychol* 83:37–40.
- Atsak P, Orre M, Bakker P, et al (2011) Experience modulates vicarious freezing in rats: a model for empathy. *PloS One* 6:e21855.
- Aureli F, Cozzolino R, Cordischi C, Scucchi S (1992) Kin-oriented redirection among Japanese macaques: an expression of a revenge system? *Anim Behav* 44:283–291.
- Aureli F, Das M, Veenema HC (1997) Differential kinship effect on reconciliation in three species of macaques (*Macaca fascicularis*, *M. fuscata*, and *M. sylvanus*). *J Comp Psychol Wash DC* 1983 111:91–99.
- Aureli F, Das M, Verleur D, van Hooff JA (1994) Postconflict social interactions among Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Int J Primatol* 15:471–485.

- Aureli F, Preston SD, De Waal FB. (1999) Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a pilot study. *J Comp Psychol* 113:59–64.
- Axelrod R, Hamilton WD (1981) The evolution of cooperation. *Science* 211:1390–1396.
- Azmitia EC, Gannon PJ (1986) The primate serotonergic system: a review of human and animal studies and a report on *Macaca fascicularis*. *Adv Neurol* 43:407–468.
- Azzi JCB, Sirigu A, Duhamel J-R (2012) Modulation of value representation by social context in the primate orbitofrontal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109:2126–2131.

---

## B

---

- Baez-Mendoza R, Harris CJ, Schultz W (2013) Activity of striatal neurons reflects social action and own reward. *Proc Natl Acad Sci* 110:16634–16639.
- Báez-Mendoza R, Schultz W (2013) The role of the striatum in social behavior. *Front Neurosci*.
- Ballesta S, Reymond G, Pozzobon M, Duhamel J-R (2014) A real-time 3D video tracking system for monitoring primate groups. *J Neurosci Methods* 234:147–152.
- Barber N (1991) Play and energy regulation in mammals. *Q Rev Biol* 66:129–147.
- Bard KA, Myowa-Yamakoshi M, Tomonaga M, et al (2005) Group differences in the mutual gaze of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Dev Psychol* 41:616–624.
- Barrett L, Henzi P, Rendall D (2007) Social brains, simple minds: does social complexity really require cognitive complexity? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362:561–575.
- Bartal IB-A, Decety J, Mason P (2011) Empathy and Pro-Social Behavior in Rats. *Science* 334:1427–1430.
- Bartz JA, Zaki J, Bolger N, et al (2010) Oxytocin Selectively Improves Empathic Accuracy. *Psychol Sci* 21:1426–1428.
- Bastiaansen JACJ, Thioux M, Keysers C (2009) Evidence for mirror systems in emotions. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 364:2391–2404.
- Batson CD (2009) “These things called empathy: eight related but distinct phenomena”. In: Decety J, Ickes W (eds) *Soc. Neurosci. Empathy*. MIT Press, Cambridge, MA, pp 3–15
- Batson CD (2010) Empathy-induced altruistic motivation. *Prosocial Motiv Emot Behav Better Angels Our Nat* 15–34.
- Battaglia G, Brooks BP, Kulsakdinun C, De Souza EB (1988) Pharmacologic profile of MDMA (3,4-methylenedioxymethamphetamine) at various brain recognition sites. *Eur J Pharmacol* 149:159–163.
- Bellarosa A, Bedford JA, Wilson MC (1980) Sociopharmacology of d-amphetamine in *Macaca arctoides*. *Pharmacol Biochem Behav* 13:221–228.
- Ben-Ami Bartal I, Rodgers DA, Bernardez Sarria MS, et al (2014) Pro-social behavior in rats is modulated by social experience. *eLife* 3:e01385.

- Bernstein IS, Gordon TP (1979) Inter- and intraspecific sexual behavior in two species of macaque: A possible behavioral barrier to gene flow. *Behav Processes* 4:265–272.
- Boccia ML, Reite M, Laudenslager M (1989) On the physiology of grooming in a pigtail macaque. *Physiol Behav* 45:667–670.
- Bovet D, Washburn DA (2003) Rhesus Macaques (< xh: i> Macaca mulatta</xh: i>) Categorize Unknown Conspecifics According to Their Dominance Relations. *J Comp Psychol* 117:400.
- Brennan J, Anderson JR (1988) Varying responses to feeding competition in a group of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates* 29:353–360.
- Brent LJN, Heilbronner SR, Horvath JE, et al (2013) Genetic origins of social networks in rhesus macaques. *Sci Rep* 3:1042.
- Broadbear JH, Tunstall B, Beringer K (2011) Examining the role of oxytocin in the interoceptive effects of 3,4-methylenedioxymethamphetamine (MDMA, “ecstasy”) using a drug discrimination paradigm in the rat. *Addict Biol* 16:202–214.
- Brody S, Krüger THC (2006) The post-orgasmic prolactin increase following intercourse is greater than following masturbation and suggests greater satiety. *Biol Psychol* 71:312–315.
- Brosch T, Sander D (2014) Appraising value: The role of universal core values and emotions in decision-making. *Cortex*.
- Brosnan SF (2013) Justice- and fairness-related behaviors in nonhuman primates. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110 Suppl 2:10416–10423.
- Brosnan SF, Silk JB, Henrich J, et al (2009) Chimpanzees (*Pan troglodytes*) do not develop contingent reciprocity in an experimental task. *Anim Cogn* 12:587–597.
- Brumm H, Kipper S, Riechelmann C, Todt D (2004) Do Barbary macaques ?comment? on what they see? A first report on vocalizations accompanying interactions of third parties. *Primates* 46:141–144.
- Burghardt GM (2005) *The genesis of animal play: testing the limits*. MIT Press, Cambridge, Mass
- Burghardt GM (1988) Precocity, Play, and the Ectotherm-Endotherm Transition. *Dev. Psychobiol. Behav. Ecol.*, Springer US. Elliott M. Blass, p pp 107–148
- Burkart JM, Fehr E, Efferson C, Van Schaik CP (2007) Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proc Natl Acad Sci* 104:19762.
- Byrne RW, Whiten A (eds) (1988) *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. Clarendon Press ; Oxford University Press, Oxford : New York



- Canli T, Lesch K-P (2007) Long story short: the serotonin transporter in emotion regulation and social cognition. *Nat Neurosci* 10:1103–1109. doi: 10.1038/nn1964

- Capitanio JP, Mason WA (2000) Cognitive style: problem solving by rhesus macaques (*Macaca mulatta*) reared with living or inanimate substitute mothers. *J Comp Psychol Wash DC* 1983 114:115–125.
- Carter G (2014) The Reciprocity Controversy. *Anim Behav Cogn* 1:368.
- Caruana F, Jezzini A, Sbriscia-Fioretti B, et al (2011) Emotional and Social Behaviors Elicited by Electrical Stimulation of the Insula in the Macaque Monkey. *Curr Biol* 21:195–199.
- Chadwick-Jones JK (2000) Developing a social psychology of monkeys and apes. Psychology, Hove
- Chalmers N (1979) Social behaviour in primates. University Park Press, Baltimore
- Chamove AS (1983) Role or dominance in macaque response to novel objects. *Motiv Emot* 7:213–228.
- Chang SWC, Gariépy J-F, Platt ML (2012) Neuronal reference frames for social decisions in primate frontal cortex. *Nat Neurosci* 16:243–250.
- Chang SWC, Winecoff AA, Platt ML (2011) Vicarious Reinforcement in Rhesus Macaques (*Macaca Mulatta*). *Front. Neurosci.* 5:
- Cheney DL, Seyfarth RM (1990) The representation of social relations by monkeys. *Cognition* 37:167–196.
- Cheney D, Seyfarth R, Smuts B (1986) Social relationships and social cognition in nonhuman primates. *Science* 234:1361–1366.
- Churchland PS, Winkielman P (2012) Modulating social behavior with oxytocin: How does it work? What does it mean? *Horm Behav* 61:392–399.
- Cole JC, Sumnall HR (2003) The pre-clinical behavioural pharmacology of 3, 4-methylenedioxymethamphetamine (MDMA). *Neurosci Biobehav Rev* 27:199–217.
- Conradt L, Roper TJ (2000) Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proc Biol Sci* 267:2213–2218.
- Cords M (1992) Post-conflict reunions and reconciliation in long-tailed macaques. *Anim Behav* 44:57–61.
- Coss RG, Marks S, Ramakrishnan U (2002) Early environment shapes the development of gaze aversion by wild bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Primates J Primatol* 43:217–222.
- Crockford C, Wittig RM, Langergraber K, et al (2013) Urinary oxytocin and social bonding in related and unrelated wild chimpanzees. *Proc Biol Sci* 280:20122765.
- Cronin KA, Schroeder KKE, Snowdon CT (2010) Prosocial behaviour emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proc Biol Sci* 277:3845–3851.

## D

---

- Danziger N, Faillenot I, Peyron R (2009) Can we share a pain we never felt? Neural correlates of empathy in patients with congenital insensitivity to pain. *Neuron* 61:203–212.

- Dar K, Williams T, Aitken R, et al (1995) Arterial versus capillary sampling for analysing blood gas pressures. *BMJ* 310:24–25.
- Darwin C, Becquemont D, Barbier E, Drouin J-M (1859) *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou, La préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie.* Flammarion, [Paris]
- Darwin C, Pozzi S, Benoît R, Duvernay-Bolens, Jacqueline (1872) *L'expression des émotions chez l'homme et les animaux.* C. Reinwald, Paris
- Davis M, Antoniadis EA, Amaral DG, Winslow JT (2008) Acoustic startle reflex in rhesus monkeys: a review. *Rev Neurosci* 19:171–186.
- Dawkins R (2003) *Le gène égoïste.* O. Jacob, Paris
- De Bono M, Tobin DM, Davis MW, et al (2002) Social feeding in *Caenorhabditis elegans* is induced by neurons that detect aversive stimuli. *Nature* 419:899–903.
- Decety J (2011) The neuroevolution of empathy: Neuroevolution of empathy and concern. *Ann N Y Acad Sci* 1231:35–45.
- Decety J, Jackson PL, Sommerville JA, et al (2004) The neural bases of cooperation and competition: an fMRI investigation. *NeuroImage* 23:744–751.
- De Magalhães-Nunes AP, Badauê-Passos D, Ventura RR, et al (2007) Sertraline, a selective serotonin reuptake inhibitor, affects thirst, salt appetite and plasma levels of oxytocin and vasopressin in rats. *Exp Physiol* 92:913–922.
- De Marco A, Cozzolino R, Dessì-Fulgheri F, Thierry B (2011) Collective arousal when reuniting after temporary separation in Tonkean macaques. *Am J Phys Anthropol* 146:457–464.
- De Marco A, Sanna A, Cozzolino R, Thierry B (2014) The function of greetings in male Tonkean macaques: Greetings in Tonkean Macaques. *Am J Primatol* 76:989–998.
- De Waal FB (2000a) Primates--a natural heritage of conflict resolution. *Science* 289:586–590.
- De Waal FB, Johanowicz DL (1993) Modification of reconciliation behavior through social experience: an experiment with two macaque species. *Child Dev* 64:897–908.
- De Waal FBM (2012) The Antiquity of Empathy. *Science* 336:874–876.
- De Waal FBM (2000b) Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Anim Behav* 60:253–261.
- De Waal FBM, Luttrell LM (1988) Mechanisms of social reciprocity in three primate species: Symmetrical relationship characteristics or cognition? *Ethol Sociobiol* 9:101–118.
- Drever MC (2006) Spatial synchrony of prairie ducks: roles of wetland abundance, distance, and agricultural cover. *Oecologia* 147:725–733.
- Dubuc C, Chapais B (2007) Feeding Competition in *Macaca fascicularis*: An Assessment of the Early Arrival Tactic. *Int J Primatol* 28:357–367.
- Dubuc C, Hughes KD, Cascio J, Santos LR (2012) Social tolerance in a despotic primate: co-feeding between consortship partners in rhesus macaques. *Am J Phys Anthropol* 148:73–80.



- Ducoing AM, Thierry B (2003) Withholding information in semifree-ranging Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *J Comp Psychol Wash DC* 117:67–75.
- Dumont GJH, Sweep FCGJ, van der Steen R, et al (2009) Increased oxytocin concentrations and prosocial feelings in humans after ecstasy (3,4-methylenedioxymethamphetamine) administration. *Soc Neurosci* 4:359–366.
- Dunbar RI (1998) The social brain hypothesis. *brain* 9:10.
- Dunbar RI (1991) Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatol (Basel)* 57:121–131.
- Dunbar RIM (2010) The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neurosci Biobehav Rev* 34:260–268.



- Ebensperger LA, Rivera DS, Hayes LD (2012) Direct fitness of group living mammals varies with breeding strategy, climate and fitness estimates: Sociality and direct fitness in mammals. *J Anim Ecol* 81:1013–1023.
- Edgar JL, Lowe JC, Paul ES, Nicol CJ (2011) Avian maternal response to chick distress. *Proc Biol Sci* 278:3129–3134.
- Edgar JL, Paul ES, Harris L, et al (2012) No evidence for emotional empathy in chickens observing familiar adult conspecifics. *PloS One* 7:e31542.
- Élie M (2009) Aux origines de l’empathie: fondements & fondateurs. Ovadia, Nice
- Emanuele E, Arra M, Pesenti S (2006) Vasopressin and oxytocin as neurohormonal mediators of MDMA (ecstasy) sociosexual behavioural effects. *Med Hypotheses* 67:1250–1251.
- Emery NJ (2000) The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neurosci Biobehav Rev* 24:581–604.
- E. Miller R (1967) Experimental approaches to affective communication. *Soc. Commun. Primate*



- Fabbri-Destro M, Rizzolatti G (2008) Mirror Neurons and Mirror Systems in Monkeys and Humans. *Physiology* 23:171–179.
- Fabre-Thorpe M, Richard G, Thorpe SJ (1998) Rapid categorization of natural images by rhesus monkeys. *Neuroreport* 9:303.
- Fagot J, Paleressompoulle D (2009) Automatic testing of cognitive performance in baboons maintained in social groups. *Behav Res Methods* 41:396–404.
- Fantegrossi WE (2006) Reinforcing effects of methylenedioxy amphetamine congeners in rhesus monkeys: are intravenous self-administration experiments relevant to MDMA neurotoxicity? *Psychopharmacology (Berl)* 189:471–482.

- Fantegrossi WE, Murnane KS, Reissig CJ (2008) The behavioral pharmacology of hallucinogens. *Biochem Pharmacol* 75:17–33.
- Fan Y, Duncan NW, de Greck M, Northoff G (2011) Is there a core neural network in empathy? An fMRI based quantitative meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev* 35:903–911.
- Ferrari PF, Maiolini C, Addessi E, et al (2005) The observation and hearing of eating actions activates motor programs related to eating in macaque monkeys. *Behav Brain Res* 161:95–101.
- Ferrari PF, Paukner A, Ionica C, Suomi SJ (2009) Reciprocal face-to-face communication between rhesus macaque mothers and their newborn infants. *Curr Biol CB* 19:1768–1772.
- Filiou MD, Turck CW (2011) General overview: biomarkers in neuroscience research. *Int Rev Neurobiol* 101:1–17.
- Fitz D, Kimble C, Heidenfelder K (1979) Effects of external incentive and aggressive predisposition on aggression reduction. *J Psychol* 103:71–80.
- Fitz D, Marwit SJ, Gerstenzang S (1983) Hostility Reduction In Married and Unacquainted Couples. *J Psychol* 115:177–184.
- Flombaum JI, Santos LR (2005) Rhesus monkeys attribute perceptions to others. *Curr Biol CB* 15:447–452.
- Fone K, Beckett S, Topham I, et al (2002) Long-term changes in social interaction and reward following repeated MDMA administration to adolescent rats without accompanying serotonergic neurotoxicity. *Psychopharmacology (Berl)* 159:437–444.
- Fraser ON, Bugnyar T (2010) Do ravens show consolation? Responses to distressed others. *PloS One* 5:e10605.
- Fruteau C, Voelkl B, Van Damme E, Noë R (2009) Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *Proc Natl Acad Sci* 106:12007–12012.
- Fujii N, Hihara S, Iriki A (2007) Dynamic social adaptation of motion-related neurons in primate parietal cortex. *PloS One* 2:397.



- Gallese V (2007) Before and below “theory of mind”: embodied simulation and the neural correlates of social cognition. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 362:659–669.
- Gallup GG (1977) Self recognition in primates: A comparative approach to the bidirectional properties of consciousness. *Am Psychol* 32:329–338.
- Gallup GG, Wallnau LB, Suarez SD (1980) Failure to find self-recognition in mother-infant and infant-infant rhesus monkey pairs. *Folia Primatol Int J Primatol* 33:210–219.
- Gil-Burmann C, Peláez F, Sánchez S (1998) Variations in competitive mechanisms of captive male hamadryas-like baboons in two feeding situations. *Primates* 39:473–484.
- Glickman SE, Sroges RW (1966) Curiosity in zoo animals. *Behaviour* 26:151–188.

- Goodall J (1986) The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass
- Gothard KM, Battaglia FP, Erickson CA, et al (2006) Neural Responses to Facial Expression and Face Identity in the Monkey Amygdala. *J Neurophysiol* 97:1671–1683.
- Gouzoules null, Gouzoules null (2000) Agonistic screams differ among four species of macaques: the significance of motivation-structural rules. *Anim Behav* 59:501–512.
- Gouzoules S, Gouzoules H, Marler P (1984) Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signalling in the recruitment of agonistic aid. *Anim Behav* 32:182–193.
- Gouzoulis-Mayfrank E (2001) Differential actions of an entactogen compared to a stimulant and a hallucinogen in healthy humans. *Heffter Rev Psychedelic Res* 2:64–72.
- Graham KL, Burghardt GM (2010) Current perspectives on the biological study of play: signs of progress. *Q Rev Biol* 85:393–418.
- Graves FC, Wallen K, Maestripieri D (2002) Opioids and attachment in rhesus macaque (*Macaca mulatta*) abusive mothers. *Behav Neurosci* 116:489–493.
- Gumert MD, Ho M-HR (2008) The trade balance of grooming and its coordination of reciprocation and tolerance in Indonesian long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates J Primatol* 49:176–185.

---

## H

---

- Haber S, Kraemer H (1981) A research paradigm to investigate the effect of manipulation on social behavior in groups. *J Psychiatr Res* 16:23–28.
- Hamilton W (1971) Selection of selfish and altruistic behaviour in some extreme models. *Narrow Roads Gene Land Collect. Pap. W Hamilt. Vol 1 Evol. Soc. Behav.* Oxford University Press, pp 185–228
- Hamlin JK, Wynn K, Bloom P (2007) Social evaluation by preverbal infants. *Nature* 450:557–559.
- Hampson RE, Opris I, Deadwyler SA (2010) Neural correlates of fast pupil dilation in nonhuman primates: Relation to behavioral performance and cognitive workload. *Behav Brain Res* 212:1–11.
- Hanya G, Matsubara M, Hayaishi S, et al (2008) Food conditions, competitive regime, and female social relationships in Japanese macaques: within-population variation on Yakushima. *Primates J Primatol* 49:116–125.
- Hare B, Kwetuenda S (2010) Bonobos voluntarily share their own food with others. *Curr Biol CB* 20:R230–231.
- Harlow HF, Dodsworth RO, Harlow MK (1965) Total social isolation in monkeys. *Proc Natl Acad Sci U S A* 54:90–97.
- Harlow HF, Harlow MK (1965) The effect of rearing conditions on behavior. *Int J Psychiatry* 1:43–51.
- Harmon-Jones E, Winkielman P (2007) Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior. Guilford Press, New York

- Harris DS, Baggott M, Mendelson JH, et al (2002) Subjective and hormonal effects of 3,4-methylenedioxymethamphetamine (MDMA) in humans. *Psychopharmacology (Berl)* 162:396–405.
- Haude RH, Detwiler DH (1976) Visual observing by rhesus monkeys: influence of potentially threatening stimuli. *Percept Mot Skills* 43:231–237.
- Hauser MD (1992) Costs of deception: cheaters are punished in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Proc Natl Acad Sci U S A* 89:12137–12139.
- Hays A, Richmond B, Optican L (1982) Unix-based multiple-process system, for real-time data acquisition and control. *Electron Conventions*, El Segundo, CA
- Higham JP, Barr CS, Hoffman CL, et al (2011) Mu-opioid receptor (OPRM1) variation, oxytocin levels and maternal attachment in free-ranging rhesus macaques *Macaca mulatta*. *Behav Neurosci* 125:131–136.
- Hinde RA (1976a) Interactions, Relationships and Social Structure. *Man* 11:1. doi: 10.2307/2800384
- Hinde RA (1976b) On describing relationships. *J Child Psychol Psychiatry* 17:1–19.
- Hoffman KL, Gothard KM, Schmid MC, Logothetis NK (2007) Facial-Expression and Gaze-Selective Responses in the Monkey Amygdala. *Curr Biol* 17:766–772.
- Holmqvist K (2011) Eye tracking: a comprehensive guide to methods and measures. Oxford University Press, Oxford; New York
- Horner V, Carter JD, Suchak M, de Waal FBM (2011) Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proc Natl Acad Sci* 108:13847–13851.
- Humphrey NK (1976) The social function of intellect. *Grow Points Ethol* 303–317.
- Hunt GE, McGregor IS, Cornish JL, Callaghan PD (2011) MDMA-induced c-Fos expression in oxytocin-containing neurons is blocked by pretreatment with the 5-HT-1A receptor antagonist WAY 100635. *Brain Res Bull* 86:65–73.
- Hysek CM, Schmid Y, Simmler LD, et al (2013) MDMA enhances emotional empathy and prosocial behavior. *Soc Cogn Affect Neurosci*.

## J

- 
- Jackson PL, Meltzoff AN, Decety J (2005) How do we perceive the pain of others? A window into the neural processes involved in empathy. *Neuroimage* 24:771–779. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.09.006>
- Jaeggi AV, De Groot E, Stevens JMG, Van Schaik CP (2013) Mechanisms of reciprocity in primates: testing for short-term contingency of grooming and food sharing in bonobos and chimpanzees. *Evol Hum Behav* 34:69–77. doi: 10.1016/j.evolhumbehav.2012.09.005
- Jaeggi AV, Van Schaik CP (2011) The evolution of food sharing in primates. *Behav Ecol Sociobiol* 65:2125–2140. doi: 10.1007/s00265-011-1221-3
- Jalles-Filho E, Grassetto R (2009) Manipulation and tool use in captive yellow-breasted capuchin monkeys (*Cebus xanthosternos*). *Int. J. Comp. Psychol.* 21:

- Jaman MF, Huffman MA (2013) The effect of urban and rural habitats and resource type on activity budgets of commensal rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Bangladesh. *Primates* 54:49–59.
- James W (1884) II.—What is an emotion? *Mind* 188–205.
- Janson CH, Van Schaik CP (1988) Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour* 165–186.
- Jastorff J, Popivanov ID, Vogels R, et al (2012) Integration of shape and motion cues in biological motion processing in the monkey STS. *NeuroImage* 60:911–921.
- Jeannerod M (1994) The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behav Brain Sci* 17:187.
- Jennings PB, Crumrine MH, Fischer GW, Cunningham TC (1974) Small-Sample Blood Culture Method for Identification of Bacteria in Central Arterial and Peripheral Blood. *Appl Environ Microbiol* 27:297.
- Johnson MP, Hoffman AJ, Nichols DE (1986) Effects of the enantiomers of MDA, MDMA and related analogues on [3H]serotonin and [3H]dopamine release from superfused rat brain slices. *Eur J Pharmacol* 132:269–276.
- Joubert A, Vauclair J (1986) Reaction to novel objects in a troop of Guinea baboons: Approach and manipulation. *Behaviour* 92–104.

---

## K

---

- Kanai R, Bahrami B, Roylance R, Rees G (2011) Online social network size is reflected in human brain structure. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:1327–1334.
- Kazahari N (2014) Maintaining social cohesion is a more important determinant of patch residence time than maximizing food intake rate in a group-living primate, Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Primates J Primatol*.
- Kerhoas D, Perwitasari-Farajallah D, Agil M, et al (2014) Social and ecological factors influencing offspring survival in wild macaques. *Behav Ecol Off J Int Soc Behav Ecol* 25:1164–1172.
- Kessel AL, Brent L (1998) Cage toys reduce abnormal behavior in individually housed pigtail macaques. *J Appl Anim Welf Sci JAAWS* 1:227–234.
- Keverne EB, Martensz ND, Tuite B (1989) Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology* 14:155–161.
- Keysar B, Converse BA, Wang J, Epley N (2008) Reciprocity Is Not Give and Take: Asymmetric Reciprocity to Positive and Negative Acts. *Psychol Sci* 19:1280–1286.
- King AJ, Cowlshaw G (2009a) All together now: behavioural synchrony in baboons. *Anim Behav* 78:1381–1387.
- King AJ, Cowlshaw G (2009b) Leaders, followers and group decision-making. *Commun Integr Biol* 2:147–150.
- King AJ, Sueur C (2011) Where Next? Group Coordination and Collective Decision Making by Primates. *Int J Primatol* 32:1245–1267.

- Kirkpatrick MG, Francis SM, Lee R, et al (2014) Plasma oxytocin concentrations following MDMA or intranasal oxytocin in humans. *Psychoneuroendocrinology* 46:23–31.
- Knapp L, Hardie S, Koyama N, et al (2009) Analysing the effects of group size and food competition on Japanese macaque social relationships. *Behaviour* 146:113–137.
- Koenig A (2002) Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *Int J Primatol* 23:759–783.
- Kraemer GW, McKinney WT (1985) Social separation increases alcohol consumption in rhesus monkeys. *Psychopharmacol Berl* 86:182–189.
- Kuba MJ, Byrne RA, Meisel DV, Mather JA (2006) When do octopuses play? Effects of repeated testing, object type, age, and food deprivation on object play in *Octopus vulgaris*. *J Comp Psychol Wash DC* 120:184–190.
- Kuhlmeier V, Wynn K, Bloom P (2003) Attribution of dispositional states by 12-month-olds. *Psychol Sci* 14:402–408.
- Kummer H, Cords M (1991) Cues of ownership in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Anim Behav* 42:529–549.
- Kuraoka K, Nakamura K (2011) The use of nasal skin temperature measurements in studying emotion in macaque monkeys. *Physiol Behav* 102:347–355.
- Kuteykin-Teplyakov K, Maldonado R (2014) Looking for prosocial genes: ITRAQ analysis of proteins involved in MDMA-induced sociability in mice. *Eur Neuropsychopharmacol*.
- Kuypers KPC, de la Torre R, Farre M, et al (2014) No Evidence that MDMA-Induced Enhancement of Emotional Empathy Is Related to Peripheral Oxytocin Levels or 5-HT1a Receptor Activation. *PLoS ONE* 9:e100719.



- Laborit H (1994) *La légende des comportements*. Flammarion, Paris
- Lacreuse A, Schatz K, Strazzullo S, et al (2013) Attentional biases and memory for emotional stimuli in men and male rhesus monkeys. *Anim Cogn* 16:861–871.
- Ladevèze S, de Muizon C, Beck RMD, et al (2011) Earliest evidence of mammalian social behaviour in the basal Tertiary of Bolivia. *Nature* 474:83–86.
- Laine CM, Spitler KM, Mosher CP, Gothard KM (2009) Behavioral triggers of skin conductance responses and their neural correlates in the primate amygdala. *J Neurophysiol* 101:1749–1754.
- Lamm C, Batson CD, Decety J (2007) The neural substrate of human empathy: effects of perspective-taking and cognitive appraisal. *J Cogn Neurosci* 19:42–58.
- Lamm C, Singer T (2010) The role of anterior insular cortex in social emotions. *Brain Struct Funct* 214:579–591.
- Lange CG (1885) *The mechanism of the emotions*. Emot Williams Wilkins Baltim Md 33–92.

- Lazaro-Perea C, Arruda M de F, Snowdon CT (2004) Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Anim Behav* 67:627–636.
- Le Bouc R, Pessiglione M (2013) Imaging social motivation: distinct brain mechanisms drive effort production during collaboration versus competition. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 33:15894–15902.
- Leca J-B, Gunst N, Huffman MA (2007) Age-related differences in the performance, diffusion, and maintenance of stone handling, a behavioral tradition in Japanese macaques. *J Hum Evol* 53:691–708.
- Leca J-B, Gunst N, Huffman MA (2008) Of stones and monkeys: Testing ecological constraints on stone handling, a behavioral tradition in Japanese macaques. *Am J Phys Anthropol* 135:233–244.
- Leca J-B, Gunst N, Huffman MA (2010) Indirect social influence in the maintenance of the stone-handling tradition in Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *Anim Behav* 79:117–126.
- Lehmann J, Korstjens AH, Dunbar RIM (2007) Group size, grooming and social cohesion in primates. *Anim Behav* 74:1617–1629.
- Leng G, Onaka T, Caquineau C, et al (2008) Oxytocin and appetite. *Prog Brain Res* 170:137–151.
- Lewis M, Haviland-Jones JM, Barrett LF (2008) *Handbook of emotions*. Guilford Press, New York
- Livneh U, Resnik J, Shohat Y, Paz R (2012) Self-monitoring of social facial expressions in the primate amygdala and cingulate cortex. *Proc Natl Acad Sci* 109:18956–18961.
- Lorenz K (1969) *L'agression: une histoire naturelle du mal*. Flammarion, Paris



- Macellini S, Ferrari PF, Bonini L, et al (2010) A modified mark test for own-body recognition in pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina*). *Anim Cogn* 13:631–639.
- Machin AJ, Dunbar RI. (2011) The brain opioid theory of social attachment: a review of the evidence. *Behaviour* 148:985–1025.
- Maestripieri D (2007) *Macchiavellian intelligence: how rhesus macaques and humans have conquered the world*. The University of Chicago Press, Chicago
- Maestripieri D, Hoffman CL, Anderson GM, et al (2009a) Mother–infant interactions in free-ranging rhesus macaques: Relationships between physiological and behavioral variables. *Physiol Behav* 96:613–619.
- Maestripieri D, Hoffman CL, Anderson GM, et al (2009b) Mother–infant interactions in free-ranging rhesus macaques: Relationships between physiological and behavioral variables. *Physiol Behav* 96:613–619.
- Maestripieri D, Hoffman CL, Anderson GM, et al (2009c) Mother–infant interactions in free-ranging rhesus macaques: relationships between physiological and behavioral variables. *Physiol Behav* 96:613–619.
- Márquez-Arias A, Santillán-Doherty AM, Arenas-Rosas RV, et al (2010) Environmental enrichment for captive stumptail macaques (*Macaca arctoides*). *J Med Primatol* 39:32–40.



- Marsh AA, Yu HH, Pine DS, Blair RJR (2010) Oxytocin improves specific recognition of positive facial expressions. *Psychopharmacol Berl* 209:225–232.
- Mars RB, Sallet J, Neubert F-X, Rushworth MFS (2013) Connectivity profiles reveal the relationship between brain areas for social cognition in human and monkey temporoparietal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:10806–10811.
- Martel FL, Nevison CM, Simpson MJA, Keverne EB (1995a) Effects of opioid receptor blockade on the social behavior of rhesus monkeys living in large family groups. *Dev Psychobiol* 28:71–84.
- Martel FL, Nevison CM, Simpson MJA, Keverne EB (1995b) Effects of opioid receptor blockade on the social behavior of rhesus monkeys living in large family groups. *Dev Psychobiol* 28:71–84.
- Martcorena DCW, Ruiz AM, Mukerji C, et al (2011) Monkeys represent others' knowledge but not their beliefs. *Dev Sci* 14:1406–1416.
- Martin A, Santos LR (2014) The origins of belief representation: Monkeys fail to automatically represent others' beliefs. *Cognition* 130:300–308.
- Masataka N, Koda H, Urasopon N, Watanabe K (2009) Free-ranging macaque mothers exaggerate tool-using behavior when observed by offspring. *PloS One* 4:e4768.
- Maslow AH (1943) A theory of human motivation. *Psychol Rev* 50:370.
- Massen JJM, van den Berg LM, Spruijt BM, Sterck EHM (2010) Generous leaders and selfish underdogs: pro-sociality in despotic macaques. *PloS One* 5:e9734.
- Masserman JH, Wechkin S, Terris W (1964) "Altruistic" behavior in rhesus monkeys. *Am J Psychiatry* 121:584–585.
- Matsumoto M, Hikosaka O (2009) Two types of dopamine neuron distinctly convey positive and negative motivational signals. *Nature* 459:837–841.
- McFarland R, Majolo B (2013) Coping with the cold: predictors of survival in wild Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Biol Lett* 9:20130428.
- McFarland R, Majolo B (2011) Exploring the Components, Asymmetry and Distribution of Relationship Quality in Wild Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*). *PLoS ONE* 6:e28826.
- McFarland R, Roebuck H, Yan Y, et al (2013) Social Interactions through the Eyes of Macaques and Humans. *PLoS ONE* 8:e56437.
- Meunier M, Monfardini E, Boussaoud D (2007) Learning by observation in rhesus monkeys. *Neurobiol Learn Mem* 88:243–248.
- Meyer JS, Quenzer (2004) *Drugs, the brain and behavior*. Sinauer Associates ; Palgrave, Sunderland, Mass.; Basingstoke
- Micheletta J (2012) *Social communication in crested macaques (Macaca nigra)*. University of Portsmouth
- Micheletta J, Engelhardt A, Matthews L, et al (2013) Multicomponent and multimodal lipsmacking in crested macaques (*Macaca nigra*). *Am J Primatol* 75:763–773.
- Miller RE, Banks JH Jr, Kuwahara H (1966) The communication of affects in monkeys: cooperative reward conditioning. *J Genet Psychol* 108:121–134.

- Monfardini E, Gazzola V, Boussaoud D, et al (2013) Vicarious Neural Processing of Outcomes during Observational Learning. *PLoS One* 8:e73879.
- Morrill RJ, Paukner A, Ferrari PF, Ghazanfar AA (2012) Monkey lipsmacking develops like the human speech rhythm. *Dev Sci* 15:557–568.
- Moser R, Cords M, Kummer H (1991) Social influences on grooming site preferences among captive long-tailed macaques. *Int J Primatol* 12:217–230.
- Mosher CP, Zimmerman PE, Gothard KM (2011) Videos of conspecifics elicit interactive looking patterns and facial expressions in monkeys. *Behav Neurosci* 125:639–652.
- Murnane KS, Fantegrossi WE, Godfrey JR, et al (2010) Endocrine and Neurochemical Effects of 3,4-Methylenedioxymethamphetamine and Its Stereoisomers in Rhesus Monkeys. *J Pharmacol Exp Ther* 334:642–650.
- Murnane KS, Kimmel HL, Rice KC, Howell LL (2012) The neuropharmacology of prolactin secretion elicited by 3,4-methylenedioxymethamphetamine (“ecstasy”): A concurrent microdialysis and plasma analysis study. *Horm Behav* 61:181–190.
- Murphy JE, Peltier T, Anderson D, Ward ES (1990) A comparison of venous versus capillary measurements of drug concentration. *Ther Drug Monit* 12:264–267.
- Mutschler I, Reinbold C, Wankerl J, et al (2013) Structural basis of empathy and the domain general region in the anterior insular cortex. *Front Hum Neurosci*.

---

## N

---

- Nahallage CAD, Huffman MA (2011) Stone handling behavior in rhesus macaques (*Macaca mulatta*), a behavioral propensity for solitary object play shared with Japanese macaques. *Primates* 53:71–78.
- Nahallage CAD, Huffman MA (2008) Environmental and Social Factors Associated with the Occurrence of Stone-Handling Behavior in a Captive Troop of *Macaca fuscata*. *Int J Primatol* 29:795–806.
- Nakanishi R, Imai-Matsumura K (2008) Facial skin temperature decreases in infants with joyful expression. *Infant Behav Dev* 31:137–144.
- Nakayama K (2004) Observing conspecifics scratching induces a contagion of scratching in Japanese monkeys. *J Comp Psychol Wash DC* 118:20–24.
- Nakayama K, Goto S, Kuraoka K, Nakamura K (2005) Decrease in nasal temperature of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in negative emotional state. *Physiol Behav* 84:783–790.
- Nelissen K (2006) Charting the Lower Superior Temporal Region, a New Motion-Sensitive Region in Monkey Superior Temporal Sulcus. *J Neurosci* 26:5929–5947.
- Nelson EE, Herman KN, Barrett CE, et al (2009) Adverse rearing experiences enhance responding to both aversive and rewarding stimuli in juvenile rhesus monkeys. *Biol Psychiatry* 66:702–704.
- Nelson EE, Panksepp J (1998) Brain substrates of infant-mother attachment: contributions of opioids, oxytocin, and norepinephrine. *Neurosci Biobehav Rev* 22:437–452.

- Nichols DE (1986) Differences between the mechanism of action of MDMA, MBDB, and the classic hallucinogens. Identification of a new therapeutic class: entactogens. *J Psychoactive Drugs* 18:305–313.
- Nichols DE, Lloyd DH, Hoffman AJ, et al (1982) Effects of certain hallucinogenic amphetamine analogues on the release of [3H]serotonin from rat brain synaptosomes. *J Med Chem* 25:530–535.
- Nilsson LB, Ahnoff M, Jonsson O (2013) Capillary microsampling in the regulatory environment: validation and use of bioanalytical capillary microsampling methods. *Bioanalysis* 5:731–738.
- Nishikawa M, Suzuki M, Sprague DS (2014) Activity and social factors affect cohesion among individuals in female Japanese macaques: A simultaneous focal-follow study. *Am. J. Primatol.*
- Noë R, Hammerstein P (1994) Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behav Ecol Sociobiol* 35:1–11.



- Ogura Y, Matsushima T (2011) Social facilitation revisited: increase in foraging efforts and synchronization of running in domestic chicks. *Front Neurosci* 5:91.
- Oram MW, Perrett DI (1994) Responses of Anterior Superior Temporal Polysensory (STPa) Neurons to “Biological Motion” Stimuli. *J Cogn Neurosci* 6:99–116.
- Ostojic L, Shaw RC, Cheke LG, Clayton NS (2013) Evidence suggesting that desire-state attribution may govern food sharing in Eurasian jays. *Proc Natl Acad Sci* 110:4123–4128.
- Otani Y, Sawada A, Hanya G (2014a) Short-term separation from groups by male Japanese macaques: Costs and benefits in feeding behavior and social interaction: Male Short-Term Separation. *Am J Primatol* 76:374–384.
- Otani Y, Sawada A, Hanya G (2014b) Short-term separation from groups by male Japanese macaques: costs and benefits in feeding behavior and social interaction. *Am J Primatol* 76:374–384.
- Overduin-de Vries AM, Spruijt BM, Sterck EHM (2013) Long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) understand what conspecifics can see in a competitive situation. *Anim Cogn.*



- Packer C (1977) Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature* 265:441–443.
- Palagi E, Leone A, Mancini G, Ferrari PF (2009) Contagious yawning in gelada baboons as a possible expression of empathy. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106:19262–19267.
- Panksepp J (2010) *The Archaeology of Mind: Neural Origins of Human Emotion*. W W Norton & Co Inc, [S.l.]
- Panksepp JB, Lahvis GP (2011) Rodent empathy and affective neuroscience. *Neurosci Biobehav Rev* 35:1864–1875.
- Panksepp J, Herman BH, Vilberg T, et al (1980) Endogenous opioids and social behavior. *Neurosci Biobehav Rev* 4:473–487.

- Panksepp J, Panksepp JB (2013) Toward a cross-species understanding of empathy. *Trends Neurosci* 36:489–496.
- Parker ST, Gibson KR (1977) Object manipulation, tool use and sensorimotor intelligence as feeding adaptations in cebus monkeys and great apes. *J Hum Evol* 6:623–641.
- Parr LA, Modi M, Siebert E, Young LJ (2013) Intranasal oxytocin selectively attenuates rhesus monkeys' attention to negative facial expressions. *Psychoneuroendocrinology*.
- Parrott AC (2009) Cortisol and 3,4-methylenedioxymethamphetamine: neurohormonal aspects of bioenergetic stress in ecstasy users. *Neuropsychobiology* 60:148–158.
- Passingham R (2009) How good is the macaque monkey model of the human brain? *Curr Opin Neurobiol* 19:6–11.
- Paxton R, Basile BM, Adachi I, et al (2010) Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) rapidly learn to select dominant individuals in videos of artificial social interactions between unfamiliar conspecifics. *J Comp Psychol* 124:395–401.
- Pelé M, Dufour V, Micheletta Jä©, Thierry B (2010a) Long-tailed macaques display unexpected waiting abilities in exchange tasks. *Anim Cogn* 13:263–271.
- Pelé M, Thierry B, Call J, Dufour V (2010b) Monkeys fail to reciprocate in an exchange task. *Anim Cogn* 13:745–751.
- Penn DC, Holyoak KJ, Povinelli DJ (2008) Darwin's mistake: Explaining the discontinuity between human and nonhuman minds. *Behav Brain Sci*.
- Penn DC, Povinelli DJ (2007) On the lack of evidence that non-human animals possess anything remotely resembling a "theory of mind." *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 362:731–744.
- Pfeifer JH, Iacoboni M, Mazziotta JC, Dapretto M (2008) Mirroring others' emotions relates to empathy and interpersonal competence in children. *NeuroImage* 39:2076–2085.
- Phan KL, Wager T, Taylor SF, Liberzon I (2002) Functional Neuroanatomy of Emotion: A Meta-Analysis of Emotion Activation Studies in PET and fMRI. *NeuroImage* 16:331–348.
- Piaget J (1963) *The origins of intelligence in children*. W. W. Norton, New York
- Plimpton EH, Swartz KB, Rosenblum LA (1981) Responses of juvenile bonnet macaques to social stimuli presented through color videotapes. *Dev Psychobiol* 14:109–115.
- Plutchik R (1991) *The emotions*. University Press of America
- Preston SD (2007) A perception-action model for empathy. *Empathy Ment Illn* 428–447.
- Preston SD (2013) The origins of altruism in offspring care. *Psychol Bull* 139:1305–1341.
- Preston SD, De Waal FB. (2002) Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behav Brain Sci* 25:1–20.

---

## R

---

- Rajala AZ, Reininger KR, Lancaster KM, Populin LC (2010) Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) do recognize themselves in the mirror: implications for the evolution of self-recognition. *PLoS One*.

- Ram S, Venkatachalam S, Sinha A (2003) Changing social strategies of wild female bonnet macaques during natural foraging and on provisioning. *Curr Sci-BANGALORE* 84:780–790.
- Rasmussen KL, Suomi SJ (1989) Heart rate and endocrine responses to stress in adolescent male rhesus monkeys on Cayo Santiago. *P R Health Sci J* 8:65–71.
- Reinhardt V (2003) Working with rather than against macaques during blood collection. *J Appl Anim Welf Sci* 6:189–197.
- Ricaurte GA, Forno LS, Wilson MA, et al (1988) (+/-)3,4-Methylenedioxymethamphetamine selectively damages central serotonergic neurons in nonhuman primates. *JAMA* 260:51–55.
- Richard AF, Goldstein SJ, Dewar RE (1989) Weed macaques: The evolutionary implications of macaque feeding ecology. *Int J Primatol* 10:569–594.
- Rilling JK, Winslow JT, Kilts CD (2004) The neural correlates of mate competition in dominant male rhesus macaques. *Biol Psychiatry* 56:364–375.
- Rizzolatti G, Sinigaglia C (2008) *Mirrors in the brain: how our minds share actions and emotions*. Oxford University Press, Oxford; New York
- Rochat MJ, Serra E, Fadiga L, Gallese V (2008) The evolution of social cognition: goal familiarity shapes monkeys' action understanding. *Curr Biol CB* 18:227–232.
- Rothman RB, Baumann MH, Dersch CM, et al (2001) Amphetamine-type central nervous system stimulants release norepinephrine more potently than they release dopamine and serotonin. *Synap N Y N* 39:32–41.
- Ruff CC, Fehr E (2014) The neurobiology of rewards and values in social decision making. *Nat Rev Neurosci* 15:549–562.

## S

---

- Sagud M, Pivac N, Mück-Seler D, et al (2002) Effects of sertraline treatment on plasma cortisol, prolactin and thyroid hormones in female depressed patients. *Neuropsychobiology* 45:139–143.
- Sander D, Scherer K (2009) *Traité de psychologie des émotions*. Dunod
- Santos GS, Nagasaka Y, Fujii N, Nakahara H (2012) Encoding of social state information by neuronal activities in the macaque caudate nucleus. *Soc Neurosci* 7:42–58.
- Santos LR, Nissen AG, Ferrugia JA (2006) Rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, know what others can and cannot hear. *Anim Behav* 71:1175–1181.
- Schapiro SJ, Kessel AL (1993) Weight gain among juvenile rhesus macaques: a comparison of enriched and control groups. *Lab Anim Sci* 43:315–318.
- Schaub H (1995) Dominance fades with distance: an experiment on food competition in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *J Comp Psychol Wash DC* 1983 109:196–202.
- Schino G (2007) Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behav Ecol* 18:115–120.

- Schino G, Pellegrini B (2009) Grooming in mandrills and the time frame of reciprocal partner choice. *Am J Primatol* 71:884–888.
- Schino G, Scucchi S, Maestripieri D, Turillazzi PG (1988) Allogrooming as a tension-reduction mechanism: a behavioral approach. *Am J Primatol* 16:43–50.
- Schmidt CJ, Levin JA, Lovenberg W (1987) In vitro and in vivo neurochemical effects of methylenedioxymethamphetamine on striatal monoaminergic systems in the rat brain. *Biochem Pharmacol* 36:747–755.
- Schrammel F, Pannasch S, Graupner S-T, et al (2009) Virtual friend or threat? The effects of facial expression and gaze interaction on psychophysiological responses and emotional experience. *Psychophysiology* 46:922–931.
- Setola V, Hufeisen SJ, Grande-Allen KJ, et al (2003) 3,4-methylenedioxymethamphetamine (MDMA, “Ecstasy”) induces fenfluramine-like proliferative actions on human cardiac valvular interstitial cells in vitro. *Mol Pharmacol* 63:1223–1229.
- Seyfarth RM, Cheney DL (1984) Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature* 308:541–543.
- Shamay-Tsoory SG, Aharon-Peretz J, Perry D (2009) Two systems for empathy: a double dissociation between emotional and cognitive empathy in inferior frontal gyrus versus ventromedial prefrontal lesions. *Brain* 132:617–627.
- Shergill SS, Bays PM, Frith CD, Wolpert DM (2003) Two eyes for an eye: the neuroscience of force escalation. *Science* 301:187–187.
- Shimada M (2006) Social object play among young Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in Arashiyama, Japan. *Primates* 47:342–349.
- Shively CA, Register TC, Higley JD, Willard SL (2013) Sertraline effects on cerebrospinal fluid monoamines and species-typical socioemotional behavior of female cynomolgus monkeys. *Psychopharmacology (Berl)*.
- Shulgin AT (1986) The background and chemistry of MDMA. *J Psychoactive Drugs* 18:291–304.
- Shutt K, MacLarnon A, Heistermann M, Semple S (2007a) Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biol Lett* 3:231–233.
- Shutt K, MacLarnon A, Heistermann M, Semple S (2007b) Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biol Lett* 3:231–233.
- Silberberg A, Allouch C, Sandfort S, et al (2014) Desire for social contact, not empathy, may explain “rescue” behavior in rats. *Anim Cogn* 17:609–618.
- Silk JB (2002) Using the ‘F’-word in primatology. *Behaviour* 139:421.
- Silk JB (1992) The patterning of intervention among male bonnet macaques: reciprocity, revenge, and loyalty. *Curr Anthropol* 318–325.
- Silk JB (2007) Social components of fitness in primate groups. *Science* 317:1347–1351.
- Silk null (1999) Why are infants so attractive to others? The form and function of infant handling in bonnet macaques. *Anim Behav* 57:1021–1032.

- Simonds PE (1974) *The social primates*. Harper & Row, New York
- Sliwa J, Duhamel J-R, Pascalis O, Wirth S (2011) Spontaneous voice-face identity matching by rhesus monkeys for familiar conspecifics and humans. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:1735–1740.
- Smith JM, Price GR (1973) The Logic of Animal Conflict. *Nature* 246:15–18.
- Sommer W, Stürmer B, Shmuilovich O, et al (2013) How about lunch? Consequences of the meal context on cognition and emotion. *PloS One* 8:e70314.
- Southwick CH (1989) The role of Cayo Santiago in primate field studies. *P R Health Sci J* 8:47–51.
- Spruijt BM, van Hooff JA, Gispen WH (1992) Ethology and neurobiology of grooming behavior. *Physiol Rev* 72:825–852.
- Steenbeek R, Sterck EHM (1997) Female Dominance Relationships and Food Competition in the Sympatric Thomas Langur and Long-Tailed Macaque. *Behaviour* 134:749–774.
- Suchak M, de Waal FBM (2012) Monkeys benefit from reciprocity without the cognitive burden. *Proc Natl Acad Sci* 109:15191–15196.
- Sugiura H, Shimooka Y, Tsuji Y (2011) Variation in spatial cohesiveness in a group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Int J Primatol* 32:1348–1366.
- Sulzer D, Sonders MS, Poulsen NW, Galli A (2005) Mechanisms of neurotransmitter release by amphetamines: A review. *Prog Neurobiol* 75:406–433.
- Sussman AF, Ha JC, Bentson KL, Crockett CM (2013) Temperament in Rhesus, Long-Tailed, and Pigtailed Macaques Varies by Species and Sex: Temperament Difference among Individuals. *Am J Primatol* 75:303–313.



- Taira K, Rolls ET (1996) Receiving grooming as a reinforcer for the monkey. *Physiol Behav* 59:1189–1192.
- Thierry B (1990) *L'Univers social des macaques*. CNRS, Strasbourg
- Thierry B, Aureli F, Nunn CL, et al (2008) A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Anim Behav* 75:847–860.
- Thierry B, Iwaniuk AN, Pellis SM (2000) The Influence of Phylogeny on the Social Behaviour of Macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). *Ethology* 106:713–728.
- Thompson MR, Hunt GE, McGregor IS (2009) Neural correlates of MDMA (“Ecstasy”)-induced social interaction in rats. *Soc Neurosci* 4:60–72.
- Thomsen CE (1974) Eye contact by non-human primates toward a human observer. *Anim Behav* 22:144–149.
- Tinbergen N (1963) On aims and methods of Ethology. *Z Für Tierpsychol* 20:410–433.
- Torigoe T (1985) Comparison of object manipulation among 74 species of non-human primates. *Primates* 26:182–194.



- Torigoe T (1987a) Object manipulation in a captive troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): a developmental analysis. *Primates* 28:497–506.
- Torigoe T (1987b) Further report on object manipulation in non-human primates: A comparison within 13 species of the genus *Macaca*. *Primates* 28:533–538.
- Tremblay L, Schultz W (1999) Relative reward preference in primate orbitofrontal cortex. *Nature* 398:704–708.
- Trezza V, Damsteegt R, Achterberg EJM, Vanderschuren LJMJ (2011) Nucleus accumbens  $\mu$ -opioid receptors mediate social reward. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 31:6362–6370.
- Troisi A, Schino G (1986) Diurnal and climatic influences on allogrooming behaviour in a captive group of Java monkeys. *Anim Behav* 34:1420–1426.
- Tsunada J, Sawaguchi T (2012) Neuronal Categorization and Discrimination of Social Behaviors in Primate Prefrontal Cortex. *PLoS ONE* 7:e52610.
- Turner PV, Grantham LE (2002) Short-term effects of an environmental enrichment program for adult cynomolgus monkeys. *Contemp Top Lab Anim Sci Am Assoc Lab Anim Sci* 41:13–17.

---

## V

---

- Varley M, Symmes D (1966) The hierarchy of dominance in a group of macaques. *Behaviour* 27:54–75.
- Vasconcelos M, Hollis K, Nowbahari E, Kacelnik A (2012) Pro-sociality without empathy. *Biol Lett*.
- Vauclair J, Kreutzer M (2004) *L'éthologie cognitive*. Paris] : Ophrys ;, Gap; Maison des sciences de l'homme
- Ventura R, Majolo B, Koyama NF, et al (2006) Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: grooming, cofeeding, and agonistic support. *Am J Primatol* 68:1138–1149.
- Ventura R, Majolo B, Schino G, Hardie S (2005) Differential effects of ambient temperature and humidity on allogrooming, self-grooming, and scratching in wild Japanese macaques. *Am J Phys Anthropol* 126:453–457.
- Vonk R (1998) Effects of Cooperative and Competitive Outcome Dependency on Attention and Impression Preferences. *J Exp Soc Psychol* 34:265–288.

---

## W

---

- Washburn DA, Hopkins WD, Rumbaugh DM (1990) Effects of competition on video-task performance in monkeys (*Macaca mulatta*). *J Comp Psychol Wash DC* 1983 104:115–121.
- Watanabe S, Sakamoto J, Wakita M (1995) Pigeons' discrimination of paintings by Monet and Picasso. *J Exp Anal Behav* 63:165–174.
- Watson CFI, Caldwell CA (2009) Understanding Behavioral Traditions in Primates: Are Current Experimental Approaches Too Focused on Food? *Int J Primatol* 30:143–167.

- Weiner B (1985) An attributional theory of achievement motivation and emotion. *Psychol Rev* 92:548–573.
- Weinstein TAR, Capitanio JP (2012) Longitudinal stability of friendships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): Individual- and relationship-level effects. *J Comp Psychol* 126:97–108.
- Weiss A, King JE, Murray L, SpringerLink (Online service) (2011) Personality and temperament in nonhuman primates. Springer, New York
- Weiss O, Segev E, Eilam D (2014) “Shall two walk together except they be agreed?” Spatial behavior in rat dyads. *Anim Cogn*.
- Wei W, Qi X, Garber PA, et al (2013) Supply and demand determine the market value of access to infants in the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). *PloS One* 8:e65962.
- Wendland JR, Lesch K-P, Newman TK, et al (2006) Differential functional variability of serotonin transporter and monoamine oxidase a genes in macaque species displaying contrasting levels of aggression-related behavior. *Behav Genet* 36:163–172.
- Westergaard GC (1992) Object manipulation and the use of tools by infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*). *J Comp Psychol Wash DC* 1983 106:398–403.
- Westergaard GC, Lundquist AL, Haynie MK, et al (1998) Why some capuchin monkeys (*Cebus apella*) use probing tools (and others do not). *J Comp Psychol Wash DC* 1983 112:207–211.
- Wicker B, Keysers C, Plailly J, et al (2003) Both of Us Disgusted in *My Insula*: The Common Neural Basis of Seeing and Feeling Disgust. *Neuron* 40:655–664.
- Widdig A, Streich WJ, Tembrock G (2000) Coalition formation among male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Am J Primatol* 50:37–51.
- Winslow JT (2005) Neuropeptides and non-human primate social deficits associated with pathogenic rearing experience. *Int J Dev Neurosci* 23:245–251.
- Winslow JT, Noble PL, Lyons CK, et al (2003) Rearing Effects on Cerebrospinal Fluid Oxytocin Concentration and Social Buffering in Rhesus Monkeys. *Neuropsychopharmacology* 28:910–918.
- Wobber V, Hare B, Maboto J, et al (2010) Differential changes in steroid hormones before competition in bonobos and chimpanzees. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107:12457–12462.

---

X=Y=Z

---

- Xia D, Li J, Garber PA, et al (2012) Grooming reciprocity in female tibetan macaques *macaca thibetana*. *Am J Primatol* 74:569–579.
- Xia D-P, Li J-H, Garber PA, et al (2013) Grooming reciprocity in male Tibetan macaques. *Am J Primatol* 75:1009–1020.
- Yamada H, Louie K, Glimcher PW (2010) Controlled water intake: a method for objectively evaluating thirst and hydration state in monkeys by the measurement of blood osmolality. *J Neurosci Methods* 191:83–89.
- Yamamoto S, Takimoto A (2012) Empathy and Fairness: Psychological Mechanisms for Eliciting and Maintaining Prosociality and Cooperation in Primates. *Soc Justice Res* 25:233–255.

- Yamamoto S, Tanaka M (2009) Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) spontaneously take turns in a reciprocal cooperation task? *J Comp Psychol Wash DC* 123:242–249.
- Young SN (2013) The effect of raising and lowering tryptophan levels on human mood and social behaviour. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 368:20110375–20110375.
- Zhao QK (1997) Intergroup interactions in Tibetan macaques at Mt. Emei, China. *Am J Phys Anthropol* 104:459–470.





## Annexes

*« La nature n'est ni morale, ni  
immorale, elle est radieusement et  
glorieusement, amoral. »*

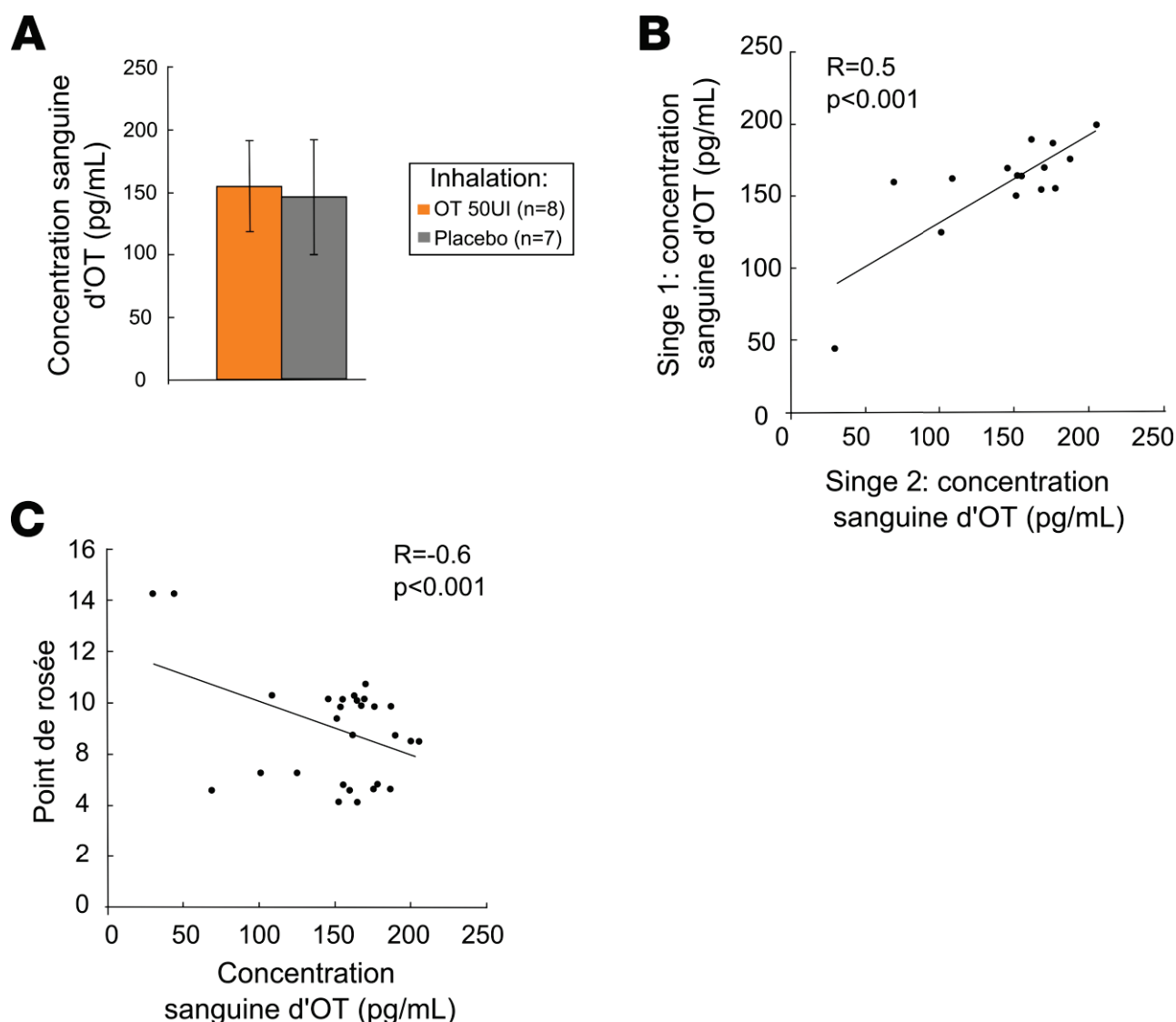
*Jacques Monod*

## **1. Prises de sang capillaire**

Une technique de prélèvement sanguin capillaire a été développée au cours de cette thèse. Elle utilise le fait que les animaux soient tête fixe pour prélever un échantillon de sang par ponction le lobe de l'oreille. Les quantités récoltées sont de l'ordre de la centaine de microlitres de plasma, donc suffisante pour les dosages hormonaux utilisant des techniques modernes.

Fait notable, nous avons trouvé une corrélation entre les taux d'ocytocine, mais pas celui de cortisol, du couple de macaque rhésus concerné (Figure 34A et B). En cherchant la variable commune pouvant influencer les animaux, nous avons trouvé une corrélation négative avec le point de rosée. Ces données semblent cohérentes avec des études montrant des impacts de la température et l'hygrométrie sur les comportements sociaux des macaques (Troisi and Schino 1986; Ventura et al 2005).

Malheureusement cette technique n'a pas permis de démontrer l'efficacité d'une inhalation d'ocytocine (OT), aucune augmentation du taux plasmatique d'OT n'a été enregistrée après inhalation (Wilcoxon ranksum test  $p > 0.05$ , Figure 34C). Ce projet fut abandonné car relevant d'une équation à trois inconnues. En effet, le manque, d'efficacité de la technique d'inhalation, les doutes concernant la prise capillaire mais surtout le manque de fidélité des techniques de dosage par kit ELISA pouvait expliquer notre précédent résultat négatif. Pour résoudre cette équation nous avons tout de même entrepris de corréler les données physiologiques d'échantillons de sang capillaire et d'échantillons de sang veineux tous deux récoltés en même temps lors d'un contrôle vétérinaire concernant une quinzaine d'individus. La validation de cette méthode est exposée dans l'article méthodologique ci-joint :



**Fig 34. (A)** Résultat d'un dosage ELISA de plasma issue de prélèvements capillaires après inhalation d'OT (50UI) ou de placebo. Aucune différence n'a été mesurée Wilcoxon rank sum test  $p > 0.05$ . **(B)** Corrélation entre le taux plasmatique d'OT entre les deux macaques rhésus utilisé lors de cette expérience ( $R = 0.5$ ,  $p < 0.001$ ). Cette surprenante corrélation a suggéré l'existence d'un facteur extérieur modulant le taux d'OT de ces deux animaux. **(C)** Corrélation entre le point de rosée et la concentration d'OT des animaux ( $R = -0.6$ ,  $p < 0.001$ ). Le point de rosée est la température la plus basse à laquelle une masse d'air peut être soumise, à pression et humidité données, sans qu'il se produise une formation d'eau liquide par saturation.



## **IV. Blood micro sampling from ear capillary in nonhuman primates**

(Under preparation)

Sébastien Ballesta<sup>a, b</sup>, Arthur Lefevre<sup>a, b</sup>, Mathieu Pozzobon<sup>a, b</sup>, Jean-Luc Charieau<sup>a</sup>,  
Sandra Duperrier<sup>a</sup>, Angela Sirigu<sup>a, b</sup>, Jean-René Duhamel<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup> Centre de Neurosciences Cognitives, UMR 5229, Centre National de la Recherche Scientifique, 67 boulevard Pinel, 69 675 Bron cedex, France.

<sup>b</sup> Université Claude Bernard Lyon 1, 43 boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France.

Blood sampling from awake non-human primate (NHP) is classically performed under constraint in the cephalic or saphenous vein. It is a challenging, harmful and stressful procedure which may lead to biased results and raises ethical concerns. Alternatively, we propose and validate a new procedure to collect blood from NHPs. These animals undergo a head-restrained procedure allowing for a safe manipulation of their ears. Hence, blood samples can be collected from the ear vessels using regular capillary blood collection devices. 500µL of blood can be easily withdrawn per puncture point. This procedure has been validated by measuring total proteins, cortisol, oxytocin and vasopressin concentrations from concomitant blood samples taken from the saphenous vein and the ear capillary vessels of macaques (n = 16). We observed strong correlations between the blood concentrations of total proteins, cortisol, oxytocin and vasopressin (respectively:  $r = 0.72$ ,  $r = 0.63$ ,  $r = 0.83$ ,  $r = 0.83$ , all  $p$ -values  $< 0.01$ ) taken from the saphenous vein and from the ear capillary. Except for oxytocin level (Wilcoxon signed rank test,  $p < 0.01$ ), there was no significant differences between blood concentrations taken from the saphenous vein and the ear capillary.

Blood volumes using this method are diminished compared to traditional venous blood sampling. Yet, the amount of plasma collected is sufficient to perform most of the usual modern biological assays. Our alternative to classical blood collection procedure is safer and can be routinely performed, therefore can improve scientific results whilst increasing animal welfare.

## **Introduction**

When it comes to non-human primates (NHP), researchers face ethical concerns which sometimes require a shift of experimental strategy (Abbott 2014). Classical methods of blood sampling in non-human primates usually imply challenging and stressful procedures which increase the risk of injury for both the animals and the experimenters. In addition, extensive handling of the primates by the experimenter requires habituation. Such trust relationship might be altered by this potentially harmful sampling procedure, making behavioural training harder and longer. In addition, the behavioural and physiological consequences of stress can induce potential scientific misinterpretation (reviewed in (Reinhardt 2003).

Despite a recent growth of interest in micro sampling methods in rodents (Nilsson et al 2013), no comparable alternative blood sampling method has been reported for non-human primates. We propose here an original micro sampling method for head-restrained NHPs, tested on animals trained for experimental procedures in neurosciences. Since the blood contains biomarkers that provide insights into brain functioning (Filiou and Turck 2011), the need for a convenient and ethical blood sampling procedure for NHP used in neurosciences is thus important.

We have described and validated a blood collection procedure from the ear capillary of head-restrained NHP. Few comparisons of venous and capillary blood physiological variables have been reported (Jennings et al 1974; Murphy et al 1990) therefore, to test our sampling method, we assessed the concentrations of plasma

total proteins and different hormones (cortisol, oxytocin and vasopressin) in samples taken simultaneously from the ear capillary and the saphenous vein. Our hypothesis is that blood collected from the ear capillary will give similar information to blood collected from the saphenous vein.

## **Materials and methods**

### *Subjects and housing*

All animals were housed at the Centre de Neuroscience Cognitive in Bron, France. Subjects were 16 macaques (14 males, 9 mulatta and 7 fascicularis, mean age = 6.1, sd = 2.9, mean weight = 7.4 kg, sd = 1.7). 6 were housed in individual cages measuring 1 m wide x 0.8 m deep x 2 m high. These monkeys could nevertheless communicate visually and vocally at all times. Others were group-housed in cages measuring 1.5 m wide x 1.5 m deep x 2 m high. Animals were fed with monkey chow, fresh fruits and vegetables. The cages were enriched with different toys or substrates that promote social play, curiosity, object manipulation and foraging.

### *Blood sampling procedures*

In order to collect concomitant blood samples from the ear capillary and the saphenous vein, we took advantage of a veterinary control procedure that required anesthetizing the animals. On the evening before the day of simultaneous blood sampling, the monkeys were deprived of any food but had free access to water. Subjects were then anesthetized with ketamine (10 mg/kg) in the morning (between 9 and 11 am). A maximum of 4 monkeys were sampled each day in a determined random order. After the experimental manipulations, animals were placed in individual cages until they recovered completely from the procedure. Blood collection from the saphenous vein was performed using EDTA tubes and a 23G needle.

We describe in Figure 1 the ear capillary blood sampling procedure on vigilant animals. Once the subjects had had their head fixed using a classic head restraint system, we first familiarized them with ear manipulation. Prior to the puncture, the ear was cleaned and shaved in order to avoid blood contaminations. The ideal locations to collect blood are around the lobule vein and at the extremity of the ear (see Figure IV.1A). However, it is also possible to collect blood in other areas of the external ear. Using a micro puncture system (Safety-Lancet super, blade of 1.5 mm, Sarstedt), a small puncture was made at the selected location which was adapted to each monkey (Figure IV.1B). Immediately after the puncture, a drop of blood appeared and started to ooze out (Figure IV.1C). Then the first drop of blood was systematically discarded. Blood was collected using a Microvette® 300 (Sarstedt), with the tip inclined at 45° downwards to the drop of blood to insure optimal collection (Figure IV.1D). If the blood flow stopped before the desired volume was collected, massaging around the puncture site was performed to stimulate blood flow. Depending on the puncture site, 100 µL to more than 500µL of blood can be withdrawn from each puncture point. Once enough blood was collected, a one minute compression of the puncture site was performed to allow proper coagulation. The whole process requires only one experimenter.

## Assays

All blood samples were immediately centrifuged at 4°C for 10 minutes at 2000 x g to separate and extract plasma. Plasma was stored at -80°C until assay. Total protein concentration was assessed with a Lowry protein colorimetric assay (Bio-Rad). To assess cortisol levels, we used a commercially prepared enzyme immunoassay kit made by USCNK (Life Science Inc.) following the manufacturer's recommendations. We measured oxytocin and vasopressin concentrations with EIA commercial kits (Enzo Life Science) previously validated in rhesus macaques (Maestriperi et al

2009c). Prior to assay, the plasma was diluted with an assay buffer using a 1:5 ratio. Due to technical issues, only twelve concomitant samples could be assessed for oxytocin and vasopressin. For each assay, all samples were measured on the same micro-plate. Intra-assay coefficients were 2.4% for total proteins, 8.5% for cortisol, 5.3% for oxytocin and 1.8% for vasopressin. Excepting 3 samples for cortisol, none of the samples fell below assay sensitivity. All assays were performed by trained technicians.

### *Statistical analysis*

To compare capillary and venous concentrations, we used paired t-test or Wilcoxon signed rank test depending on the normality of the distribution of each variable which were assessed thanks to the Schapiro-Wilk normality test. Because of non-Gaussian distribution, oxytocin, vasopressin and cortisol concentrations values were log transformed, to correct skewed distributions. For each variable, we performed a Pearson correlation test between capillary and venous concentration values. All p-values were corrected for multiple comparisons using Bonferroni correction ( $p\text{-corrected} = p * 4$ ).

## **Results**

### *Comparisons between concentrations*

No significant differences were found between venous and capillary concentrations of protein, vasopressin and cortisol (respectively:  $t = -1.17$ ,  $p > 0.1$ ;  $Z = 2.04$ ,  $p > 0.1$  and  $Z = 1.03$ ,  $p > 0.1$ ). However, venous oxytocin was significantly higher than capillary oxytocin ( $t = 9.05$ ,  $p < 0.01$ ).

### *Correlations between concentrations*

Positive correlations were found between all tested physiological variables (Figure IV.2). Concentrations of capillary proteins were correlated with concentrations of venous proteins (Pearson  $r = 0.73$ ,  $p = 0.008$ ; Figure IV.2A). For oxytocin, vasopressin and cortisol, logarithms of venous concentrations and capillary concentrations were correlated (respectively:  $r = 0.84$ ,  $p < 0.01$ ;  $r = 0.83$ ,  $p < 0.01$  and  $r = 0.65$ ,  $p = 0.021$ , Figure IV.2 B, C and D), Spearman's correlation test on raw concentrations led to the same results (respectively:  $\rho = 0.82$ ,  $p = 0.01$ ,  $\rho = 0.76$ ,  $p = 0.02$ ,  $\rho = 0.62$ ,  $p = 0.04$ ).

### **Discussion**

The present study proposes ear capillary blood sampling as a suitable and harmless way to collect blood from a head-restrained NHP. Our physiological analysis validates this method as a reliable technique to measure blood concentration meaningful biomarkers such as cortisol, oxytocin or vasopressin. In addition, as neurosciences experiments may require water restrictions, such sampling methods should also be routinely used to assess the hydration states of the animals (Yamada et al 2010).

Some of the discrepancies observed between ear capillary and venous blood concentration can be explained by the inherent variability of commercial EIAs. Indeed, even if all samples were measured on the same plate, up to 8.5% intra-assay variability was observed. We did not use extraction procedures for oxytocin and vasopressin, which led to high concentration values and increased the variability because of the additional dilution step required.

All measured biomarkers strongly correlated between ear capillary samples and venous samples. In addition, protein concentrations were very close (mean difference of 2.9%), but a significant difference was found for oxytocin (mean

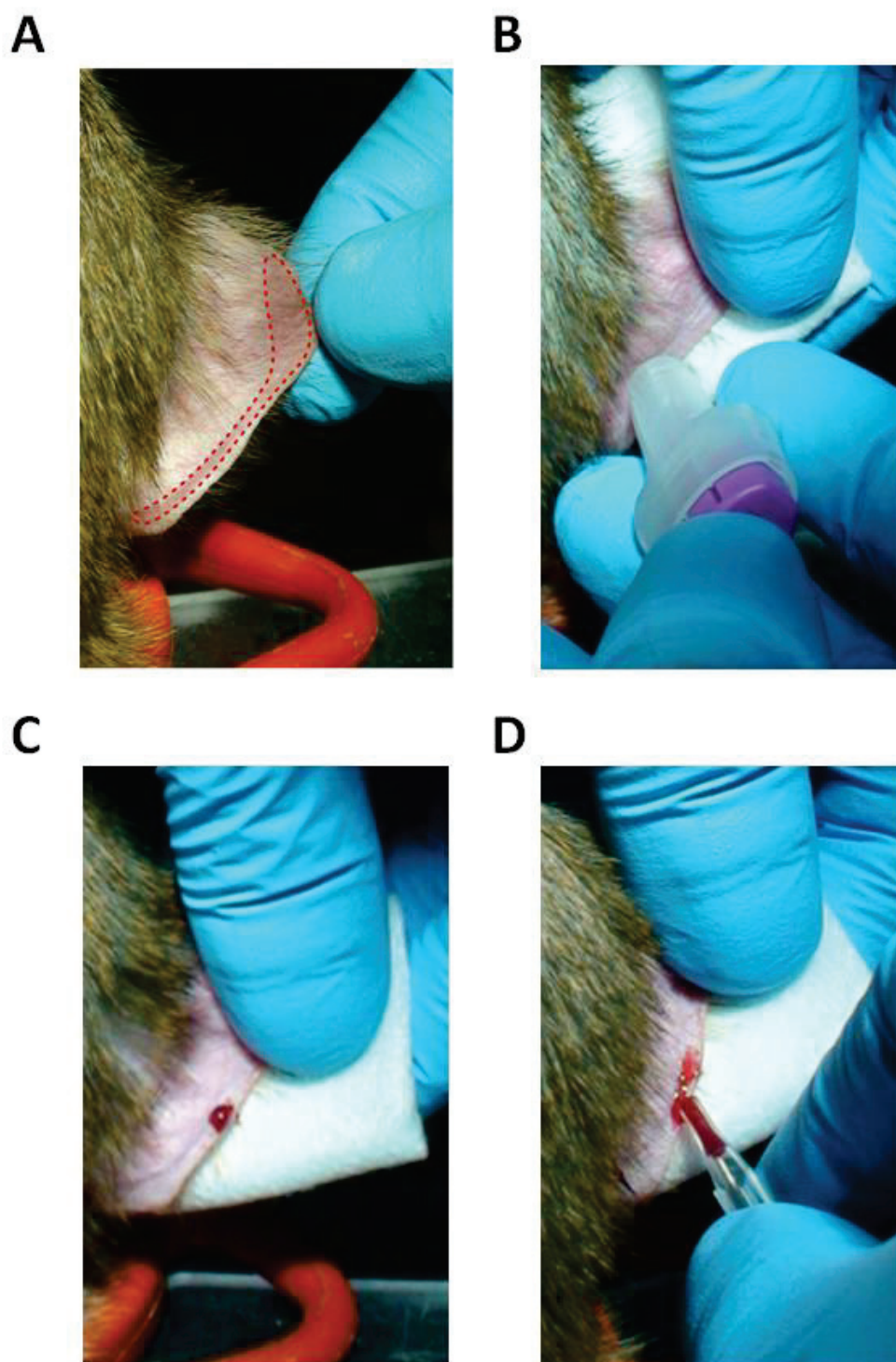
difference of 58%). It would be interesting to assess other kinds of biomarkers to find the variable which induces such a discrepancy. We speculate that the short half-life of oxytocin within the blood might explain our finding (Churchland and Winkielman 2012). Therefore, in absence of such validation, we suggest that comparison should be performed between samples withdrawn from the same location.

This blood sampling technique requires minimal animal handling and is unlikely to produce any significant discomfort. Indeed, even though no controlled objective measures of pain were performed, we did not notice any changes in facial mimicry or general activity of the macaque whilst being sampled. Importantly, the ear lobe puncture has been shown to be less painful than classical arterial puncture in humans (Dar et al 1995). In addition, our sampling method was performed in the animal facility for more than one year and we did not notice any infections of the puncture site.

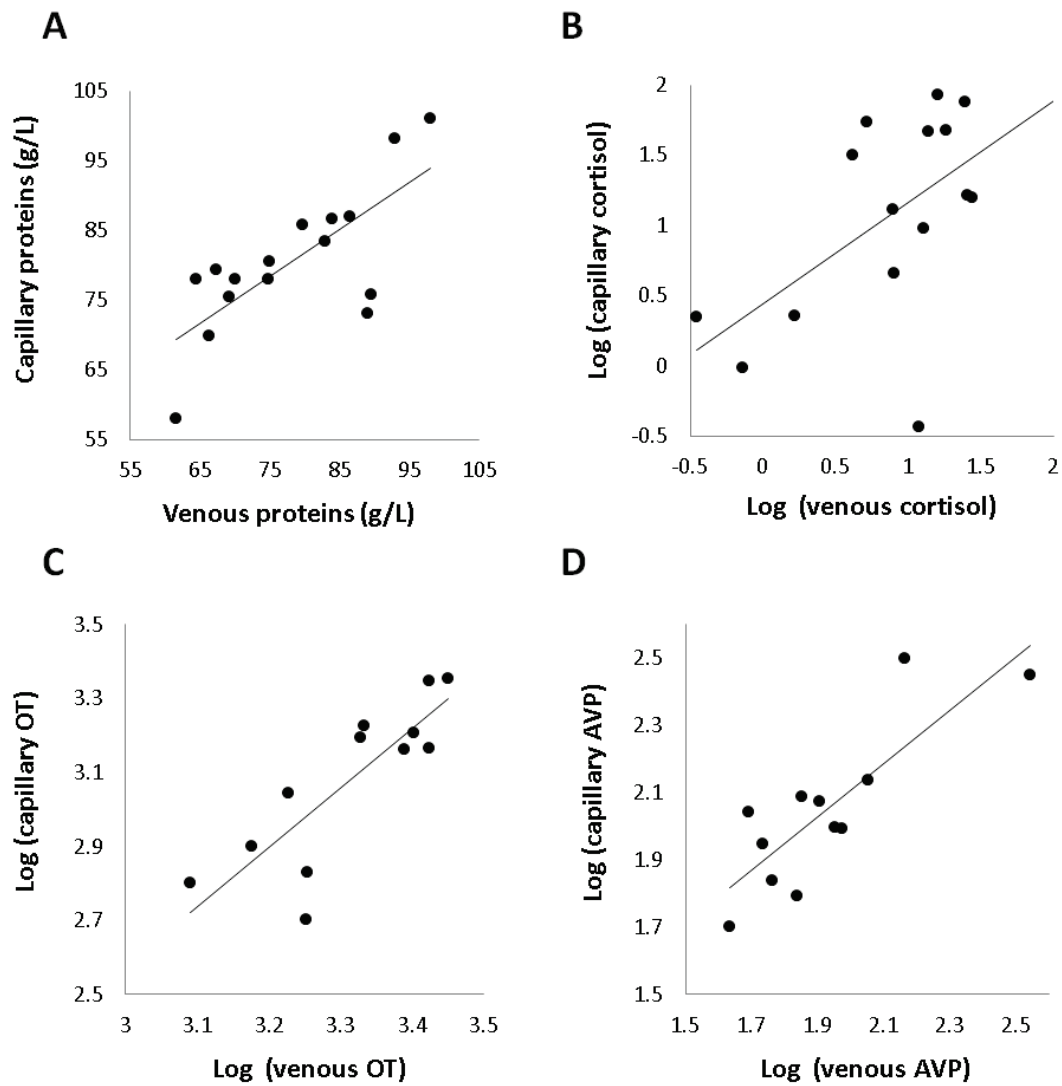
The main limit of our procedure is the lower amount of blood that can be collected compared to classical venipuncture. However, recent assay procedures require smaller volumes (usually around 200  $\mu$ L of plasma), therefore, depending on the number of molecules measured, one puncture should generally provide enough blood for further biological analysis.

In conclusion, ear capillary blood sampling is a good alternative when behavioural training is precluded. It can represent a routine procedure in neurosciences as it provides unaltered data, increases the well-being and safety of both animals and experimenters and requires only one experimenter to be performed.





**Figure IV.1.** (A) Optimal puncture site is delimited by a red dashed line. (B) Puncture performing thanks to a Safety-lancet. (C) A successful puncture. (D) Blood collection thanks to a Microvette®.



**Figure IV.2.** Correlations between venous and capillary concentrations of: (A) Total proteins. (B) Vasopressin. (C) Oxytocin. (D) Cortisol.

AVP = vasopressin, OT = oxytocin.

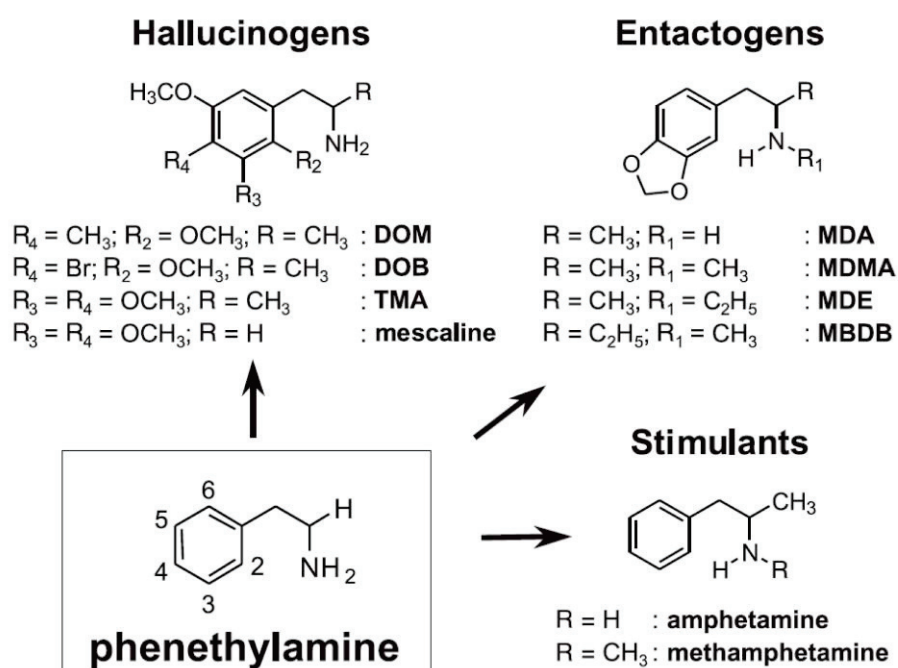
## **V. Effects of MDMA on cynomolgus monkeys behaviors: preliminary results**

(Under preparation)

### **Introduction**

As the outcome valence of social interactions is not always predictable their potential costs need to be balanced with the usefulness of such direct contact. Thus, a broad landscape of biological and cognitive mechanisms is dedicated to the management of animals' social behaviors. In non-human primate affiliative behaviors are believed to be expressed thanks to social grooming behavior (Schino et al 1988; Cheney and Seyfarth 1990; Dunbar 1991; Moser et al 1991). However the full range of biological factors modulating the occurrence of such genuinely social behavior is still not fully characterized (Boccia et al 1989). Indeed, few pharmacological modulations has been show to significantly increase the occurrence of affiliative behaviors in non-human primates (Bellarosa et al 1980; Martel et al 1995b; Shively et al 2013). Such social effects might be induces either by a modulation of different needs or states (such as hunger or anxiety) or by a more specific effect on the socio-cognitive capacities of the animals (Adkins-Regan 2005; Anestis 2010).

Some humans use, for recreational or ritual purposes, chemicals inducing a “specific altered state of consciousness with emotional and sensual overtones” (Shulgin 1986), an effect called entactogenic (Nichols 1986) and produced principally by molecules composed of phenethylamine core (Figure V.1). Amongst them 3,4-methylenedioxy-N-methyl amphetamine (MDMA, aka “ecstasy”) has been reported to induce, *inter alia*, a salient increase in empathy, understanding and feelings of other closeness (Gouzoulis-Mayfrank 2001; Hysek et al 2013).



**Figure V.1.** Chemical structures of stimulant amphetamines, entactogens and phenethylamine hallucinogens, from Gouzoulis-Mayfrank 2001.

The neurobiology of entactogenes mainly involves modulation of the metabolism of monoamine signalling (Meyer 2004). MDMA specifically stimulates serotonin, dopamine and noradrenalin effluxes by altering their respective transporters functioning (Nichols et al 1982; Johnson et al 1986; Schmidt et al 1987; Rothman et al 2001). Beside that, MDMA also display a micromolar affinity for some noradrenergic, serotonergic, muscarinic, histaminergic and dopaminergic receptors (Battaglia et al 1988; Setola et al 2003). The complexe neurobiology of MDMA, which could be partially explained by a differential effect of each of its enantiomer (Murnane et al 2010; Murnane et al 2012), also involves second order secretion of hormones such as prolactin, oxytocin, cortisol (Harris et al 2002; Parrott 2009). It has been shown that that some of the subjective effects of MDMA are specifically driven by these hormonal modulations (Emanuele et al 2006; Dumont et al 2009; Kirkpatrick et al 2014). In rodents, for instance, an increase of the amount of adjacent lying behavior following an MDMA administration was correlated with an activation of the oxytocinergic neurons, likely through serotonergic signaling and especially 5-HT1a

receptors (Thompson et al 2009; Hunt et al 2011; Kuteykin-Teplyakov and Maldonado 2014).

At least with regards to projection pathways and receptor localization, the serotonergic system of macaques is more alike to the one of humans (Azmitia and Gannon 1986). Non-human primates might thus be useful to bridge the neurobiology of entactogens in rodents and in humans. Surprisingly and despite a prevalent use of MDMA for its deleterious potential on serotonergic projection (Ricaurte et al 1988; Ali et al 1993; Fone et al 2002; Fantegrossi 2006), the effect of MDMA administration on the social behavior of non-human primates has never been properly assessed.

By using a custom-designed multi-camera 3D tracking system (Ballesta et al 2014) to record the behaviors of 3 socially housed male juvenile long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*), we measured the behavioral effects of three doses of subcutaneous injection MDMA (1.0, 1.5 and 2.0 mg/kg).

## Materials and methods

### *Animals*

Three non-kin but group-housed juvenile male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) (aged 3 $\pm$ 0.15 years, weight 5.7 $\pm$ 0.8) were used as subjects. They were housed as a mini-colony in a large enclosure (15m<sup>3</sup>) that allows direct physical interaction but also allows isolating the monkeys when needed through a system of sliding partitions. When isolated, the monkeys could communicate visually and vocally at all times. Animals were fed with monkey chow, fresh fruits and vegetables. The cages were enriched with different toys or substrates that promote social play, curiosity, object manipulation and foraging. All experimental procedures were approved by the animal care committee (Department of Veterinary Services, Health &

Protection of Animals, permit number 69 029 0401) and the Biology Department of the University Claude Bernard Lyon 1, in conformity with the European Community standards for the care and use of laboratory animals [European Community Council Directive No. 86–609].

### *Chemicals*

Chemicals were bought from Sigma-aldrich with gouvernemental authorizations from the ANSM (Agence nationale de sécurité du médicament et des produits de santé, Autorisation n°: A-2013-6-738-S) and properly stored in a restricted area.

### *Behavioral procedure*

In order to reduce the stressfulness of the injection, the animals were extensively trained prior to the experimental test with fake injections and positive reinforcement through clicker training. The experimental procedure started with an animal being isolated and injected subcutaneously with either 500µl of saline or MDMA at three possible doses (1.0, 1.5 and 2.0 mg/kg). On experimental sessions, one animal was injected with MDMA and the two other were injected with saline (Haber and Kraemer 1981). For a given animal, an interval of at least one with was respected between successive MDMA injections. After the injection, a unique colored toy was introduced inside the homecage and left until the next morning. The recording sessions started at 5 p.m and ended 3 hours later with the gradual extinction of the light. These procedures were performed over a 3-month period.

### *Automatic and manual home cage social interaction assessment.*

We used a custom-designed multi-camera 3D tracking system (Ballesta et al 2014), to record and monitor the behaviour of primates in their living space. This system can track the location of multiple animals in real-time, provided they are wearing a unique color marker (restraining collar or head-post). Animal positions (X, Y, Z) were estimated by triangulation from the set of image coordinates of their respective color targets when viewed by at least 2 cameras. Measurements for 3 animals and 1 colored toy were taken simultaneously at 15 Hz rate, with a nominal spatial accuracy of 1 cm. Position recordings were then processed to derive animal relevant behavioural measurements, except grooming which has been scored manually from raw videos.

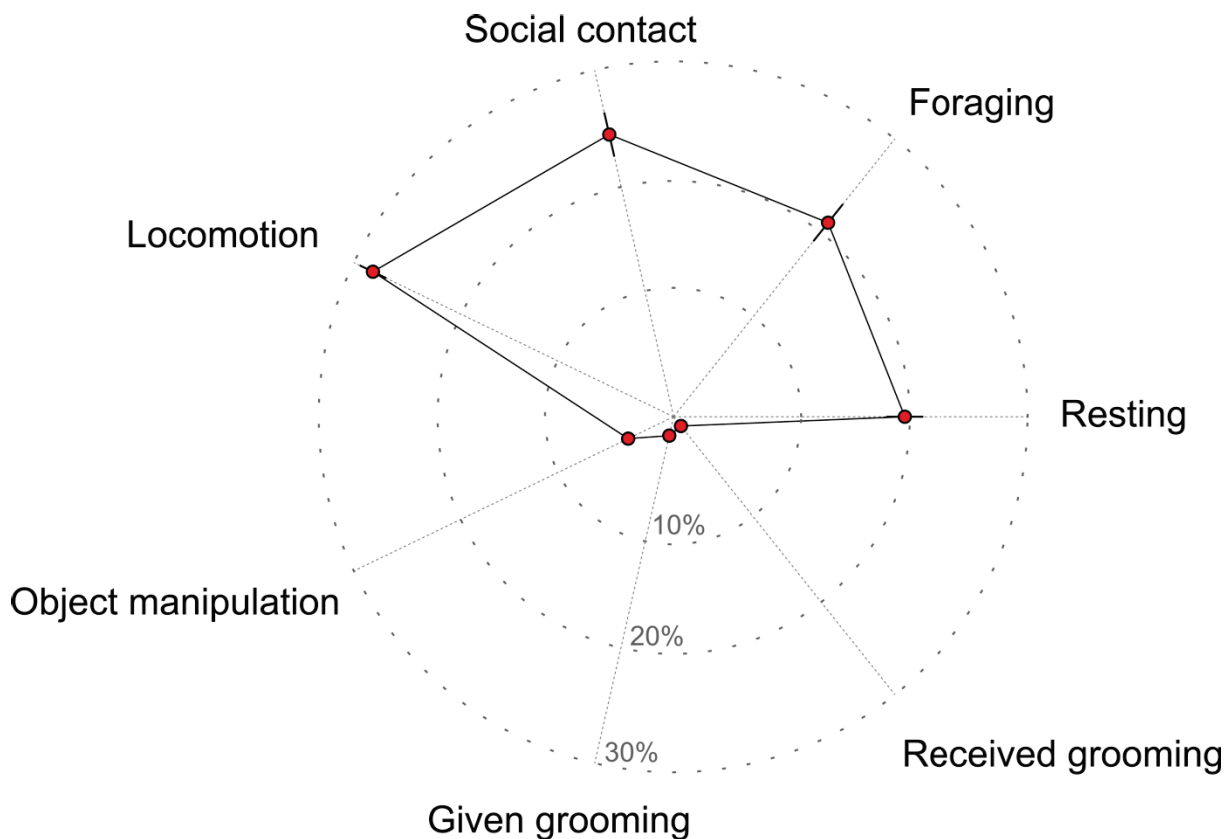
### *Data analysis*

The behavior of an animal injected with MDMA was compared with the same animal behavior during the closest control session (up to 4 days before the experimental session) thus allowing the use of pair-wise non parametric statistic (Wilcoxon signed-rank). Data analysis and statistics were performed using custom scripts written in Matlab R2010.

## **Results**

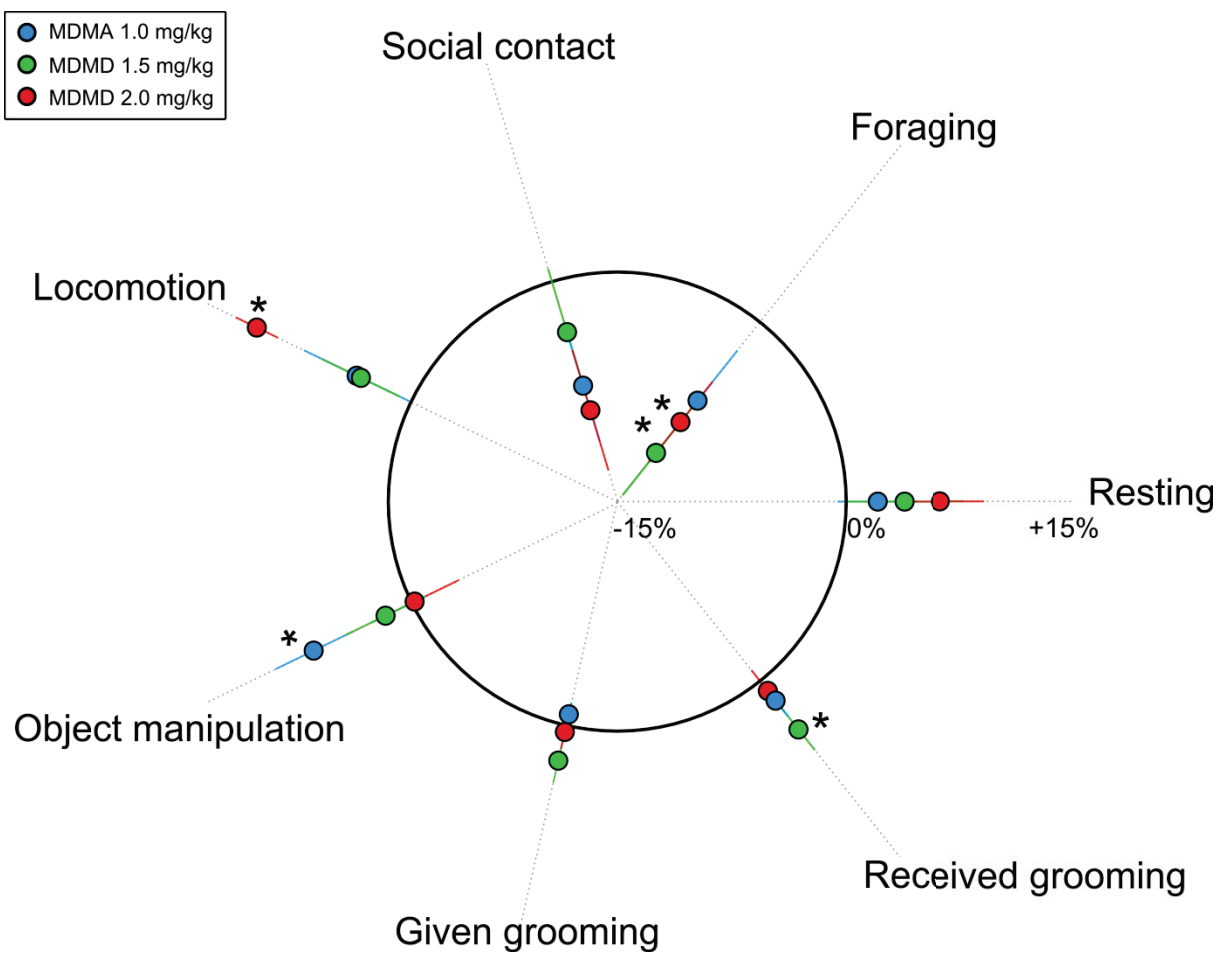
Our methodology allowed to score the amount of time allotted to 7 distinct behaviors: locomotion, resting, foraging (animal on the ground looking for goods), object manipulation (interdistance with the object < 20cm), grooming given, grooming received and social contact (interdistance < 30cm with a peer, grooming excluded). The mean activity budget of the considered animals for all 3-hours saline control sessions is presented in Figure V.2. The differences between animals' behaviours





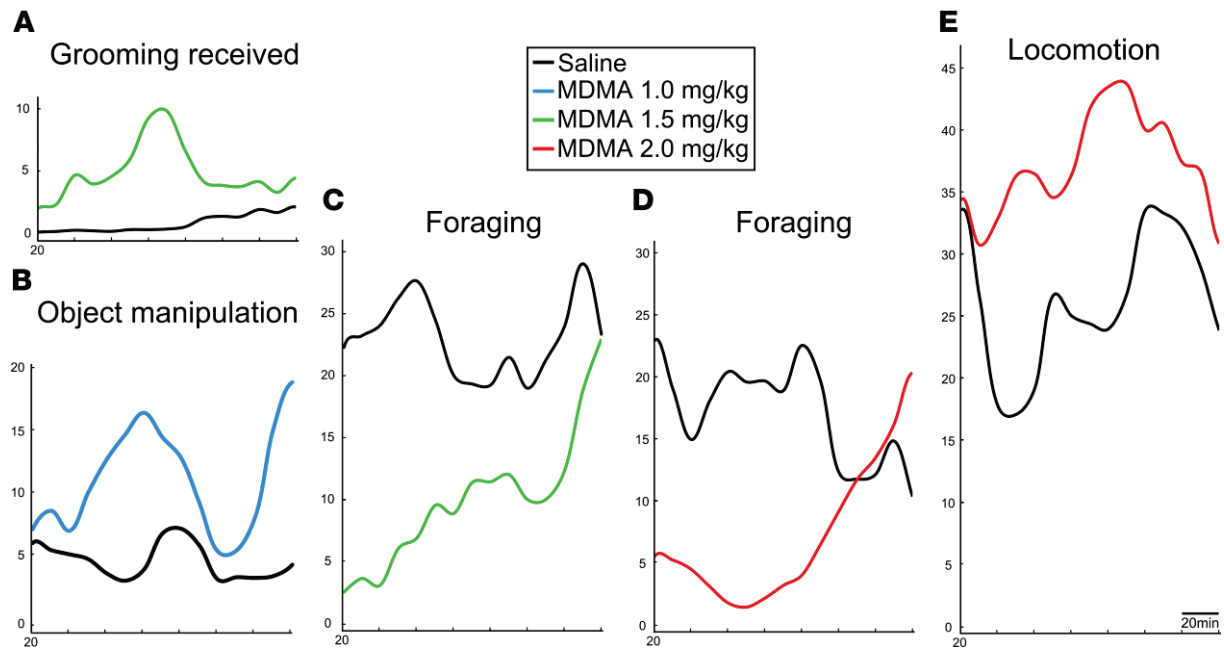
**Figure V.2.** Means of behaviors semi-automatically measured during 3-hours recording sessions following a saline injection ( $n=34$  sessions).

when injected with MDMA *versus* saline are presented in Figure V.3. Several significant dose-dependent behavioral effects have been found. At low dose (1.0 mg/kg), MDMA injection only increased significantly object manipulation (Wilcoxon signed-rank test,  $p<0.05$ ). At medium dose (1.5mg/kg), MDMA injection significantly decreased foraging behavior while increasing the time spent being groomed by a conspecific (Wilcoxon signed-rank test,  $p<0.05$ ). At high dose (2.0 mg/kg), MDMA injection also significantly decreased foraging behavior while producing a large increase of locomotor behaviors (Wilcoxon signed-rank test,  $p<0.05$ ). In addition, the time courses of these significant effects are presented in Figure V.4. The effect of the medium dose of MDMA on grooming behavior reached its maximum around 100 minutes after the injection (Figure V.4A). The effect of the low doses of MDMA on object manipulation behavior contains two distinct peaks, one around 80 minutes post injection and the other at the end of the recording sessions, while the control



**Figure V.3.** Differences between MDMA injections and their respective saline injections. Number of sessions: MDMA 1.0 mg/kg = 11, MDMA 1.5 mg/kg = 14, MDMA 2.0 mg/kg = 9. \* indicate significant differences (Wilcoxon rank sum test  $p < 0.05$ )

session only displays one peak at around 100 minutes post injection (Figure V.4B). At both medium and high doses, MDMA injections induced a rapid and long lasting inhibition of foraging behavior. At high doses, MDMA induced an increase in time spent in locomotor activity reaching its maximum at around 120 minutes post-injection.



**Figure V.4.** Time course of the significant effects of the MDMA injections

## Discussion

The measured behavioral impacts of MDMA on juvenile male cynomolgus macaques are mostly consistent with its known effects on rodent and human behavior. Indeed, as a member of the methamphetamine family, a high dose of MDMA injection has a stimulant effect, likely because of its modulation of the dopaminergic and noradrenergic systems (Sulzer et al 2005). In addition, methamphetamine has been shown to induce an anorexigenic effect which is highly consistent with the long-lasting observed decrease in foraging after the injection of medium and high doses of MDMA. It is worth noticing that the use of foraging behavior is representing a suitable model of consumatory (and maybe exploratory) behaviors in macaques. The effect of low doses of MDMA upon object play behavior could be interpreted in different ways. First, hallucinogen-like effect may have triggered such increase of this autotelic behavior. However, MDMA has hallucinogen-like effect only at high dosage (Fantegrossi et al 2008), and considering that, in our study, medium and low doses did not have an effect on object play behavior, this explanation is not very plausible.

The occurrence of object play has been shown to be influenced by the presence of peers (Chamove 1983; Kummer and Cords 1991), thus, it is legitimate to consider that an indirect social effect (such as a decrease of social fear) on object manipulation behavior may account for the observed modulations. Nonetheless, the facts that low dose of MDMA has little impact on social contact or grooming behaviors is not in favor of this explanation. The last proposed interpretation would rely on the fact that the consumption of low dose of MDMA may produced discomfort and anxiety (Harris et al 2002; Cole and Sumnall 2003). Thus the observed increase of object behavior should reflect a need to alleviate a negative state.

Our most interesting result is the increase of the grooming received by the animal after an injection of a medium dose of MDMA. The observed effect are of prosocial nature, thus matching with the effect of MDMA on rodent and human behaviors thus suggesting an evolutionary continuity of mammals' hormonal control of social behaviors. As sertraline (a selective serotonin reuptake inhibitor) administration on macaques has also been shown to induce dose dependant increase of grooming behaviors (Shively et al 2013), the prosocial effects of MDMA are likely to be mediated by a modulation of the serotonergic system. However this It is unclear if MDMA promotes affiliation, just creates a nonantagonistic state or both (Young 2013).

When compared with the neurobiology of others phenethylamines that of MDMA seems to induce a concomitant release of a hormonal cocktail (prolactin, oxytocin and cortisol) that might be implicated in the uniqueness of this molecule's effect. Furthermore, sertraline administration also impact the secretion of these three hormones (Sagud et al 2002; de Magalhães-Nunes et al 2007).

Hence, a speculative hypothesis would be that an increase prosocial behavior might also be triggered by a co-injection of prolactine, cortisol and oxytocin. As it requires dynamic processing of barely predicatble events and reactions, the regulation of

social behaviors is singular. It should indeed implicate more complexe conditional algorithms than simpler consumatory behaviors mainly regulated by internal states. Thus the need of multiple variavle, multiple hormones to stimulate the animal social behavior might be coherent with the former statements.

Prolactin is implicated in social rewards process (Brody and Krüger 2006), oxytocin is involved in the modulation of social attention and attachement (Nelson and Panksepp 1998; Bartz et al 2010; Churchland and Winkielman 2012) and cortisol is considered as a energizing hormone which might help to deal with the metabolic needs related to the intrinsic unpredictability of social interactions (Parrott 2009). Hence, the involvement of these three hormones (P.O.C) in the neurobiology of entactogens make them good candidate to be also implicated in the natural mammals' social behaviors regulations.

### **Perspectives**

-PRIM3D allowing to automatically scheduling the launching of recording sessions, we also gather the behavioral data from the mornings that followed the saline or MDMA injections. Such unique set of data are under analysis.

-The measurement of the exact interdistances between the animals might pave the way to parametric analysis of social interactions. The use of permutations of the monkeys' positions would also allow comparing the observed social dynamics with chance generated hypothesis.

-Co-injections of MDMA with oxytocinergic antagonist might clarify the implication of OT mediating the prosocial effect of MDMA.

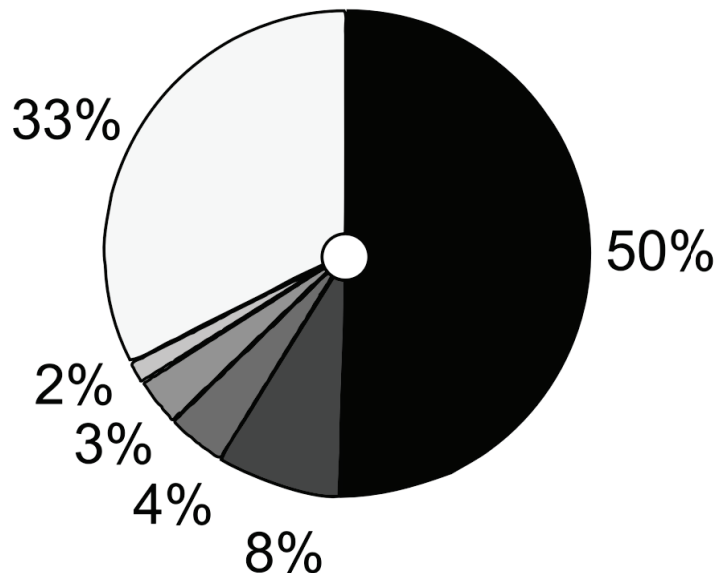
### 3. Commentaires sur les modèles primates de la communication sociale non-verbale.

Il existe une masse considérable d'observations et expérimentations utilisant le macaque. En effet, le nombre de publication scientifique utilisant des primates (hors hominidae) révèle que les macaques sont présents dans la moitié de ces rapports scientifiques (Figure 35). Néanmoins il est légitime de se demander si une autre espèce de primates serait-elle plus adaptée pour être un modèle de la communication non-verbal humaine?

Un des avantages d'utiliser des animaux autres que l'homme est qu'il existe différentes espèces et qu'un des études comparant leur fonctionnement cognitif et biologique pourrait apporter des informations intéressantes, notamment quant à l'évolution de ces mécanismes.

Ainsi bien que les babouins soient les seconds primates les plus utilisés en recherche scientifique. Il n'existe que 5 espèces de babouin, tout localisé en Afrique contre plus de 19 espèces de macaques dispersé dans différents types d'environnements. De plus, les variations dans la manière des différentes espèces de macaque gèrent leurs environnements sociaux pourrait constituer une chance pour ceux s'intéressant à l'évolution de ces comportements (Thierry et al 2000; Thierry et al 2008). En effet, établir les bases et l'ontogénie biologique et cognitive de ces différences dans les comportements sociaux serait d'un intérêt tout particulier pour les neurosciences sociales. Malgré leur abondance et accessibilité relative d'autres espèces de cercopithecidae semblent sous-étudiée. Par exemple l'utilisation du singe Patas (*Erythrocebus Patas*), du singe talapoin (*Miopithecus talapoin*) ou du Colobe noir-et-blanc d'Angola (*Colobus angolensis*) pourrait être pertinente pour comparer les variations de caractères génétiques, morphologiques, physiologiques et/ou comportementaux impliqués dans la production de comportements sociaux.

■ Macaques      ■ Saïmiris      ■ Capucins  
 ■ Babouins      ■ Ouistitis      □ Autres singes



**Fig. 35.** Pourcentage d'article comportant le terme « monkey » mais pas « apes » citant aussi les espèces suivantes. Source des données brutes [www.pubmed.com](http://www.pubmed.com)

Une autre révolution dans le monde de l'expérimentation en biologie réside dans la possibilité de modifier génétiquement les individus. Bien qu'amplement développé chez le rongeur, l'utilisation de primate non-humain génétiquement modifié est à ce jour anecdotique. En effet, le temps de génération souvent supérieur à 6 mois et le faible nombre d'individus par portée rendent ces manipulations complexes et coûteuses. Cependant, il semblerait que pour dépasser ces limites l'utilisation du ouistiti commun (*Callithrix jacchus*) pourrait se démocratiser dans les laboratoires de biologie expérimentale.



